

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS**

**Departamento de Paleontología**



**LOS RINCONÉLIDOS (BRAQUIÓPODOS) DEL  
PLIENSBACHIENSE EN LA CORDILLERA IBÉRICA**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR**

**Ana Rodrigo Sanz**

Bajo la dirección de la doctora  
María José Comas Rengifo

**Madrid, 2011**

**ISBN: 978-84-695-0762-9**

**©Ana Rodrigo Sanz, 2011**

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**Facultad de Ciencias Geológicas**

**Departamento de Paleontología**



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE  
MADRID

**LOS RINCONÉLIDOS (BRAQUIÓPODOS)  
DEL PLIENSBACHIENSE EN LA  
CORDILLERA IBÉRICA**

**ANA RODRIGO SANZ**

**TESIS DOCTORAL**

**Marzo de 2011**

**Memoria del trabajo realizado por ANA RODRIGO SANZ  
bajo la dirección de la Dra. MARÍA JOSÉ COMAS-  
RENGIFO, Profesora Titular del Departamento de  
Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de  
la Universidad Complutense de Madrid, para optar al  
Título de Doctor por la Universidad Complutense de  
Madrid.**

**Madrid, marzo de 2011**

***A mis padres, por tanto***



*“Por mi parte, siguiendo la metáfora de Lyell, considero el archivo geológico como una historia del mundo imperfectamente conservada y escrita en un dialecto cambiante: de esta historia sólo poseemos el último volumen, relacionado solamente con dos o tres países. De este volumen sólo se ha conservado aquí y allá un breve capítulo, y de cada página, sólo unas pocas líneas sueltas. Cada palabra de ese lenguaje que varía lentamente puede representar las formas orgánicas que están sepultadas en las formaciones consecutivas y que nos parece erróneamente que han sido introducidas de repente”.*

CHARLES DARWIN (1838)  
*El origen de las especies*

*“Desgraciadamente, no me es dado penetrar en los misterios de la retorta en que se fragua el proceso de la evolución. En todo caso, es evidente que existe una ley inmutable que regula este proceso. Es imposible que lo dirija el azar”.*

FEDOR DOSTOIEVSKI (1866)  
*Crimen y castigo*

## **AGRADECIMIENTOS**

---

Más vale tarde que nunca. En mi caso el tarde casi llega a medirse en términos de tiempo geológico, pero por fin ha llegado el momento de dar las gracias a todas las personas que han hecho posible que hoy me encuentre escribiendo las últimas páginas de esta Tesis Doctoral. Sólo espero que mis palabras os merezcan.

En primer lugar, a la Dra. María José Comas-Rengifo, directora de esta Tesis Doctoral, artífice indudable de su finalización y responsable de que me gusten estos bichos que nadie conoce. Su apoyo personal y profesional ha sido una constante durante todos estos años y sé que sin su ayuda, sus enseñanzas, sus consejos, su dedicación y su cariño este trabajo nunca habría concluido. Asimismo, le agradezco de corazón el esfuerzo realizado en estos últimos meses difíciles. Gracias, Pepa.

Al Dr. Antonio Goy Goy, por representar la figura del maestro en toda su dimensión, una mezcla gallega de oráculo griego y sabio del Renacimiento. Sus observaciones y comentarios han servido para aclarar y mejorar muchos aspectos de este trabajo. Gracias también a ti, Antonio.

Al Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) por ser la institución que puso a mi disposición toda la infraestructura necesaria para iniciar este trabajo. Y, fundamentalmente, a todo su personal, con el que he compartido muchos años de esos que no se olvidan. Mi gratitud para todos vosotros.

Al equipo de investigación del Jurásico de la Universidad Complutense de Madrid por los buenos ratos pasados en las campañas de campo y en los congresos, y por los que espero que vendrán. Marisa, Concha, Juanjo, Pepa, Carmen, Eduardo, Marisol, Gemma, Antonio, Fernando... es estupendo trabajar con vosotros. Estoy deseando verme de nuevo en el acantilado de Rodiles, entre el Jurásico y el mar.

Al Instituto Geológico y Minero de España y en especial a la Directora de su Museo, la Dra. Isabel Rábano, cuyo apoyo y estímulo durante todo este tiempo han facilitado en gran medida la realización de este trabajo. Asimismo, le agradezco especialmente el haberme regalado lo más importante para poder llegar hasta aquí: tiempo. Prometo recoger mi despacho y volver a la normalidad lo antes posible. Gracias, compañera.

A todos mis compañeros del Museo Geominero con quienes comparto cada día la ilusión de trabajar en un proyecto común. Mi agradecimiento especial a Rafa, Eduardo, Quique y Lute por su continuo interés en mi trabajo, su ayuda en muchos momentos y su cariño siempre.

A los doctores Gonzalo Baquero García-Moneo (Universidad del País Vasco) y Luis Lassaleta Coto (Universidad Complutense de Madrid) por su imprescindible ayuda en el uso de la estadística multivariante. Sobre todo a Gonzalo por su generosidad, su interés, su paciencia, su hospitalidad y por ser un estupendo profesor.

A la Dra. Graciela Sarmiento, por sus ánimos permanentes y por su sonrisa; a la Dra. Carmen Arias, por estar siempre al otro lado del correo electrónico y facilitarme innumerables separatas; al Dr. Eduardo Barrón por su ayuda en la revisión y búsqueda de bibliografía, por su apoyo permanente y por sus achuchones.

A la Dra. M<sup>a</sup> Luisa Canales, Marisa, quien después de tantos años me demuestra cada día el valor de la amistad. Su compañía, ayuda, ánimo, ilusión y confianza han sido vitales en muchos momentos de este largo proceso. Pero sin duda lo más importante para mí es tener la certeza de su cariño incondicional. Gracias por todo, amiga.

A los evaluadores de esta memoria, Dr. Sergio Rodríguez García (Universidad Complutense de Madrid) y Dr. José Francisco Baeza-Carratalá (Universidad de Alicante), por sus comentarios, sugerencias y recomendaciones que han contribuido de forma muy importante a mejorar este trabajo.

A mis amigos por apoyarme en todo momento, porque sé que sin su aliento y su afecto no habría podido recorrer este camino. Quiero expresar un agradecimiento especial a C. Braojos por haberme ayudado pacientemente en la realización de las láminas y, en general, en todo lo relacionado con el manejo del PhotoShop; a M. Canales por la lectura crítica y siempre enriquecedora de muchos capítulos; a S. Molledo por ser mi filóloga de cabecera y resolver eficazmente mis innumerables dudas gramaticales a cualquier hora del día, y a I. Izquierdo por sus ideas, rapidez y eficacia en el diseño de la portada. Gracias a todos por vuestros ánimos constantes y vuestros planes, que ya hago míos, para cuando esto terminara.

A mi familia, a quien tanto debo. A mis padres por enseñarme el valor del trabajo, de la honestidad y de la responsabilidad. A mi hermana Eva por su valiosa ayuda en las traducciones del inglés, pero sobre todo por su aliento permanente en los momentos de desánimo, su cariño, su confianza en mí y, en definitiva, por hacerme sentir que lo que hago merece la pena. Hermana, lo hemos conseguido. A Pedro porque con él todo es siempre fácil. Y a mi princesita Ani porque con sus besos y su sonrisa ilumina desde hace tres años todos los domingos de mi calendario.

A quien conmigo va, porque en su abrazo cabe toda mi vida. Y porque esta Tesis también es suya.

# ÍNDICE

Índice de figuras .....	5
Índice de tablas .....	17
1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS .....	21
2. ANTECEDENTES .....	25
3. METODOLOGÍA .....	33
3.1. Trabajo de campo .....	34
3.2. Trabajo de laboratorio .....	34
3.3. Trabajo de gabinete .....	39
4. CONTEXTO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO .....	41
4.1. Introducción .....	41
4.2. La Cordillera Ibérica .....	42
4.3. Unidades litoestratigráficas .....	49
5. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA .....	53
5.1. Una nueva visión de los rinconélidos .....	54
5.2. Terminología de los caracteres morfológicos .....	59
5.3. Biometría .....	68
5.4. Criterios de clasificación .....	74
5.5. Sistemática descriptiva .....	75
FILO BRACHIOPODA DUMÉRIL, 1806 .....	75
SUBFILO RHYNCHONELLIFORMEA WILLIAMS <i>et al.</i> , 1996 .....	75
CLASE RHYNCHONELLATA WILLIAMS <i>et al.</i> , 1996 .....	75
ORDEN RHYNCHONELLIDA KUHN, 1949 .....	75
SUPERFAMILIA WELLERELLOIDEA LICHAREW, 1956 .....	75
FAMILIA WELLERELLIDAE LICHAREW <i>in</i> RZHONSNITSKAYA, 1956 .....	75
SUBFAMILIA CIRPINAE AGER, 1965 .....	75
Género <i>Cirpa</i> DE GREGORIO, 1930 .....	75
<i>Cirpa cf. briseis</i> (GEMMELLARO, 1874) .....	78
SUPERFAMILIA RHYNCHONELLOIDEA d'ORBIGNY, 1847 .....	82
FAMILIA RHYNCHONELLIDAE d'ORBIGNY, 1847 .....	82
SUBFAMILIA DAVANIRHYNCHIIDAE OVCHARENKO, 1983 .....	82
Género <i>Furcirhynchia</i> BUCKMAN, 1918 .....	82
<i>Furcirhynchia furcata</i> BUCKMAN, 1918 .....	84
SUPERFAMILIA HEMITHIRIDOIDEA RZHONSNITSKAIA, 1956 .....	87
FAMILIA CYCLOTHYRIDIDAE MAKRIDIN, 1955 .....	87
SUBFAMILIA CYCLOTHYRIDINAE MAKRIDIN, 1955 .....	87
Género ? <i>Squamirhynchia</i> BUCKMAN, 1918 .....	87

? <i>Squamirhynchia</i> cf. <i>squamiplex</i> (QUENSTEDT, 1871) .....	89
FAMILIA TETRARHYNCHIIDAE AGER, 1965 .....	92
SUBFAMILIA TETRARHYNCHIIINAE AGER, 1965 .....	92
Género <i>Tetrarhynchia</i> BUCKMAN, 1918 .....	92
<i>Tetrarhynchia dunrobinensis</i> (ROLLIER, 1917) .....	95
<i>Tetrarhynchia ranina</i> (SUESS, 1861) .....	115
<i>Tetrarhynchia tetrahedra</i> (SOWERBY, 1812) .....	128
<i>Tetrarhynchia dumbletonensis</i> (DAVIDSON, 1878) .....	140
<i>Tetrarhynchia subconcinna</i> (DAVIDSON, 1852) .....	147
Género <i>Quadratirhynchia</i> BUCKMAN, 1918 .....	154
<i>Quadratirhynchia quadrata</i> BUCKMAN, 1918 .....	157
<i>Quadratirhynchia attenuata</i> (DUBAR, 1931) .....	165
SUBFAMILIA GIBBIRHYNCHIIINAE MANCEÑO & OWEN, 2002 .....	176
Género <i>Gibbirhynchia</i> BUCKMAN, 1918 .....	176
<i>Gibbirhynchia curviceps</i> (QUENSTEDT, 1852) .....	180
<i>Gibbirhynchia amalthei</i> (QUENSTEDT, 1852) .....	198
<i>Gibbirhynchia muirwoodae</i> AGER, 1954 .....	218
<i>Gibbirhynchia cantabrica</i> GARCÍA JORAL & GOY, 2009 .....	229
5.6. Aspectos evolutivos .....	235
<b>6. ANÁLISIS MULTIVARIANTE DE LAS POBLACIONES .....</b>	<b>241</b>
6.1. Introducción .....	241
6.2. Metodología .....	242
6.2.1. Análisis de componentes principales .....	242
6.2.2. Análisis discriminante .....	243
6.3. Variabilidad intraespecífica .....	244
6.3.1. <i>G. curviceps</i> .....	244
6.3.2. <i>G. amalthei</i> .....	248
6.3.3. <i>T. dunrobinensis</i> .....	251
6.3.4. <i>T. ranina</i> .....	254
6.4. Variabilidad interespecífica .....	257
6.4.1. <i>G. curviceps</i> - <i>G. amalthei</i> - <i>G. muirwoodae</i> .....	257
6.4.2. <i>T. dunrobinensis</i> - <i>T. ranina</i> - <i>T. subconcinna</i> .....	260
6.5. Variabilidad general .....	266
<b>7. BIOESTRATIGRAFÍA .....</b>	<b>277</b>
7.1. Introducción .....	277
7.2. Descripción de las secciones estudiadas .....	279
Sector Septentrional .....	280
Castrovido .....	280
Préjano .....	284
Muro de Aguas .....	290
Talveila .....	293
Rama Castellana .....	295
La Ventosa del Ducado .....	295

Renales .....	299
Turmiel .....	303
Rama Aragonesa .....	306
Almonacid de la Cuba 1 .....	306
Almonacid de la Cuba 2 .....	313
Sierra Palomera .....	315
7.3. Síntesis bioestratigráfica .....	320
7.3.1. Escala zonal de referencia .....	320
7.3.2. Propuesta de biozonación .....	322
<b>8. CONSERVACIÓN DEL MATERIAL Y ASPECTOS PALEOECOLÓGICOS .....</b>	<b>329</b>
8.1. Introducción .....	329
8.2. Conservación de los ejemplares .....	330
8.2.1. Bioerosión .....	330
8.2.2. Mineralización: cementación de cavidades .....	332
8.2.3. Mineralización: reemplazamiento .....	333
8.2.4. Mineralización <i>sensu stricto</i> .....	334
8.2.5. Distorsión mecánica .....	337
8.3. Aspectos paleoecológicos .....	338
8.3.1. Asociaciones de rinconélidos .....	340
8.3.2. Ambientes de sedimentación .....	343
8.3.3. Variaciones morfológicas en relación con las facies .....	346
<b>9. PALEOBIOGEOGRAFÍA .....</b>	<b>351</b>
9.1. Introducción .....	351
9.2. Marco paleogeográfico .....	352
9.3. Dominios paleobiogeográficos.....	353
9.4. Distribución espacial de las asociaciones .....	354
<b>10.CONCLUSIONES .....</b>	<b>363</b>
<b>11.LÁMINAS .....</b>	<b>371</b>
<b>12.BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>397</b>
<b>Anexo I: Material estudiado .....</b>	<b>433</b>
<b>Anexo II: Tablas poblacionales .....</b>	<b>439</b>
<b>Anexo III: Dimensiones de los ejemplares figurados .....</b>	<b>447</b>



## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Caracteres dimensionales utilizados en el estudio biométrico de los rinconélidos .....	35
Figura 2. Esquema de la obtención de <i>peels</i> de acetato para el estudio de los caracteres internos de los rinconélidos a partir de secciones seriadas. a) <i>Gibbirhynchia curviceps</i> (QUENSTEDT, 1852), ejemplar CA-215/186; b) sujeción del ejemplar orientado sobre una base de plastilina, colocación de una empalizada y relleno con escayola; c) pulido con carborundo; d) toma de medidas con el calibre; e) inmersión en una disolución de CIH; f) colocación del acetato sobre la superficie del rinconélido, previa aplicación con un pincel de una capa de acetona; g) obtención del <i>peel</i> . Modificado de COLÁS (2008) .....	37
Figura 3. <i>G. curviceps</i> (CA-215/186). 1) Ejemplar incluido en el taco de escayola sobre el que se efectúa el pulido con carborundo; 2) fotografía de detalle; 3) fotografía a la lupa binocular del correspondiente <i>peel</i> de acetato .....	38
Figura 4. Fases en la metodología de trabajo. A) Campo. 1. Muestreo y toma de datos. B) Laboratorio. 2. Limpieza y siglado; 3. Medición de los ejemplares; 4. Secciones seriadas; 5. Fotografiado. C) Gabinete. 6. Revisión bibliográfica; 7. Descripción y determinación de los ejemplares; 8. Análisis estadísticos; 9. Discusión y conclusiones .....	39
Figura 5. Extensión geográfica de los afloramientos del Pliensbachense en España. En el recuadro se indica la posición de la cordillera en la que se incluyen las secciones estudiadas. Modificado de COMAS-RENGIFO (1982) .....	42
Figura 6. Localización geográfica de las secciones estudiadas. De norte a sur: CA (Castrovido), PR (Préjano), MA (Muro de Aguas), TV (Talveila), OL (La Ventosa del Ducado), 1CU (Almonacid de la Cuba 1), 2CU (Almonacid de la Cuba 2), TU (Turmiel), RE (Renales) y SP (Sierra Palomera). Modificado de COMAS-RENGIFO (1982) .....	43
Figura 7. Esquema geológico de la Cordillera Ibérica. Modificado de SOPEÑA & DE VICENTE (2004) .....	45
Figura 8. Distribución de unidades litoestratigráficas y ciclos reconocidos en el Sinemuriense y Pliensbachense de la Cordillera Ibérica. Modificado de GÓMEZ & GOY (2005) .....	49
Figura 9. Nomenclatura utilizada para definir los distintos grados de curvatura del umbo ventral o nates. Modificado de GARCÍA JORAL (1986) y ANDRADE (2006) .....	61
Figura 10. Terminología empleada para los principales elementos del área cardinal. Modificado de SOLER (1986) .....	61
Figura 11. Posición relativa del foramen en relación a las aristas laterales del umbo. Modificado de MOORE (1997) .....	62
Figura 12. Terminología para los tipos de costillas de los rinconélidos del Jurásico Inferior. Los dibujos corresponden a la comisura frontal. Modificado de AGER (1956) .....	62
Figura 13. Elementos morfológicos externos más representativos de los rinconélidos. A) Vista dorsal; B) vista frontal; C) vista lateral. Modificado de LAURIN (1984) .....	64
Figura 14. Principales elementos morfológicos internos de la concha de los rinconélidos. bc) bases crurales; bef) borde externo de la foseta; bif) borde interno de la foseta; cd) cavidad denticular; cl) cavidades laterales; cp) collar peduncular; cu) cavidad umbonal; d) diente; de) denticulo; f) foseta; fa) foseta accesoria; ld) láminas dentales; pc) placas cardinales; ps) placas septaliales; s) septo medio; spl) septalio. Modificado de LAURIN (1984) y GARCÍA JORAL (1986) .....	66
Figura 15. Tipos de crura de los rinconélidos estudiados. A) Crura de tipo raduliforme; B) vista lateral de la concha indicando la posición de las secciones seriadas (b1, b2 y b3); C) crura de tipo canaliforme; D) vista lateral de la concha indicando la posición de las secciones seriadas (d1, d2 y d3); E) crura de tipo hamiforme (=prefalcifer); F) vista lateral de la concha indicando la posición de las secciones seriadas (f1, f2 y f3). Modificado de SAVAGE <i>et al.</i> (2002) .....	67
Figura 16. Variables dimensionales e índices de forma utilizados. A) Vista dorsal; B) vista frontal; C) vista lateral. Modificado de LAURIN (1984) y ALMÉRAS <i>et al.</i> (2007) .....	70



Figura 17. Tipos de crecimiento. En el caso del crecimiento armónico, la forma del individuo permanece constante al aumentar su tamaño. En el crecimiento disarmónico, la forma se modifica al aumentar el tamaño. En el crecimiento alométrico, forma y tamaño varían durante el desarrollo ontogénico. Modificado de LAURIN (1984) .....	73
Figura 18. Gráficos de dispersión para los ejemplares de <i>T. dunrobinensis</i> estudiados en la Zona Jamesoni de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 1CU: N=299; CA: N=154; y PR: N=138. En todos los gráficos bidimensionales las variables continuas se expresan siempre en mm. En negro: dimensiones del tipo .....	98
Figura 19. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de <i>T. dunrobinensis</i> . A) PR-77/11 (Zona Jamesoni, Subzona Brevispina), con L=11,69 mm, A=12,90 mm y E=9,65 mm; B) 1CU-63/54 (Zona Jamesoni), con L=14,01 mm, A=14,17 mm y E=10,61 mm; C) CA-215/3 (Zona Jamesoni), con L=14,61 mm, A=16,71 mm y E=12,75 mm; D) TV-28.25/4, con L=13,02 mm, A=14,72 mm y E=10,08 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	100
Figura 20. <i>T. dunrobinensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-77/2 de la Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=13,01, A=13,29, E=10,80 .....	101
Figura 21. <i>T. dunrobinensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TV-28.24/5 del Pliensbachense Inferior de la sección de Talveila. Dimensiones principales (en mm): L=10,69, A=11,87, E=8,35 .....	102
Figura 22. <i>T. dunrobinensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-2/30 de la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=10,49, A=10,96, E=8,67 .....	103
Figura 23. <i>T. dunrobinensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-63/31 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=16,33, A=16,00, E=13,25 .....	104
Figura 24. <i>T. dunrobinensis</i> . Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-63/31 (Zona Jamesoni). A) Inicio del septalio a 2,17 mm del umbo; B) septalio, dientes y fosetas crenulados a 2,73 mm del umbo; C) crura triangular a 4,91 mm del umbo .....	105
Figura 25. <i>T. dunrobinensis</i> . Fotografías de detalle del ejemplar PR-77/2 (Zona Jamesoni). A) Zona de articulación en la que se observan dientes, dentículos, fosetas, placas cardinales y septo medio a 2,57 mm del umbo; B) aspecto de la crura de sección triangular y base convexa a 3,15 mm del umbo .....	105
Figura 26. Poblaciones de <i>T. dunrobinensis</i> de los niveles 2 (N=26) y 215 (N=61) de Castrovido (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida en los flancos .....	106
Figura 27. Poblaciones de <i>T. dunrobinensis</i> de los niveles 18 (N=26), 22 (N=29) y 26 (N=28) de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Taylori). Variación de la anchura (A), del espesor (B) y de la altura del pliegue (C) durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida en los flancos .....	108
Figura 28. <i>T. dunrobinensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-22/128 de la Zona Jamesoni, Subzona Taylori de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,65, A=12,12, E=9,56 .....	109
Figura 29. <i>T. dunrobinensis</i> . Fotografías de detalle del ejemplar PR-26/69 (Zona Jamesoni). A) Valva ventral mostrando las placas deltoidales disjuntas a 1,00 mm del umbo; B) dientes y fosetas crenulados, con el borde externo de la foseta recubriendo mucho al diente, a 2,40 mm del umbo; C) crura de sección triangular a 3,05 mm del umbo .....	109

Figura 30. <i>T. dunrobinensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-26/69 de la Zona Jamesoni, Subzona Taylori de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,84, A=14,69, E=12,29 .....	110
Figura 31. Poblaciones de <i>T. dunrobinensis</i> de los niveles 63 (N=26), 99 (N=37), 100 (N=33) y 108 (N=89) de Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida en los flancos .....	111
Figura 32. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de <i>T. ranina</i> estudiados en la Zona Jamesoni de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 1CU: N=106, CA: N=74, PR: N=58 y RE: N=17. En negro: dimensiones del tipo .....	118
Figura 33. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de <i>T. ranina</i> . A) PR-103/8, con L=7,78, A=8,99 y E=7,05; B) 1CU-48/20, con L=14,94, A=17,72 y E=15,30; C) TV-25.11/4, con L=17,73, A=17,91 y E=16,30; D) CA-217/2, con L=16,84, A=21,17 y E=18,02. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	119
Figura 34. <i>T. ranina</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-103/24 de la Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=15,39, A=16,49, E=13,35 .....	120
Figura 35. <i>T. ranina</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-49/2 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=15,07, A=17,95, E=14,37 .....	121
Figura 36. <i>T. ranina</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-171/3 de la Zona Ibx de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=13,98, A=15,82, E=14,21 .....	122
Figura 37. <i>T. ranina</i> . Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-49/2 (Zona Jamesoni). A) Valva ventral con placas deltoidales disjuntas a 2,01 mm del umbo; B) aspecto del septalio (a 3,04 mm); C) crura radulifer (a 5,00 mm) .....	123
Figura 38. <i>T. ranina</i> . Fotografías de detalle del ejemplar PR-103/24 (Zona Jamesoni). A) Septalio profundo a 2,05 mm del umbo; B) placas cardinales horizontales y cortas (a 2,59 mm); C) crura radulifer de sección triangular (a 4,07 mm) .....	123
Figura 39. Poblaciones de <i>T. ranina</i> correspondientes a los niveles 1CU-49 (N=36) y 1CU-108 (N=31) de Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida entre los flancos .....	124
Figura 40. Poblaciones de <i>T. ranina</i> correspondientes al nivel PR-103 (N=25) de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida entre los flancos .....	125
Figura 41. Gráficos de dispersión para los ejemplares de <i>T. tetrahedra</i> estudiados en la Zona Margaritatus de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. MA: N=15; SP: N=19; 1CU: N=20; TU: N=8. En negro: dimensiones del tipo .....	131
Figura 42. Dibujos a cámara clara de cuatro ejemplares de <i>T. tetrahedra</i> . A) 2CU-2/4 (Zona Spinatum, Subzona Apyrenum), con L=12,77 mm, A=13,83 mm y E=10,38 mm; B) MA-141T/7 (Zona Margaritatus), con L=9,25 mm, A=11,03 mm y E=7,44 mm; C) OL-42/1, con L=13,53 mm, A=16,25 mm y E=14,35 mm; D) SP-77/23 (Zona Margaritatus), con L=11,43 mm, A=12,08 mm y E=8,65 mm. En todos los dibujos a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	132

Figura 43. <i>T. tetrahedra</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-285/31 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=13,39, A=15,76, E=12,51 .....	133
Figura 44. <i>T. tetrahedra</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 2CU-2/2 de la Zona Spinatum de la sección de Almonacid de la Cuba 2. Dimensiones principales (en mm): L=15,18, A=15,96, E=14,28 .....	134
Figura 45. <i>T. tetrahedra</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-77/1 del Pliensbachiense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=15,63, A=18,02, E=14,19 .....	135
Figura 46. <i>T. tetrahedra</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TU-2/7 de la Zona Margaritatus de la sección de Turmiel. Dimensiones principales (en mm): L=15,75, A=17,01, E=14,56 .....	136
Figura 47. <i>T. tetrahedra</i> . Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar TU-2/7 (Zona Margaritatus). A) Septalio ancho y profundo a 2,63 mm del umbo; B) placas cardinales subparalelas a 2,87 mm del umbo; C) crura de terminaciones arqueadas a 4,27 mm del umbo .....	137
Figura 48. <i>T. tetrahedra</i> . Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar SP-77/1 (Zona Margaritatus). A) Collar peduncular estrecho a 0,70 mm del umbo; B) septalio, septo medio y valva dorsal muy engrosada a 2,12 mm del umbo; C) crura a 4,69 mm del umbo .....	137
Figura 49. Dibujos a cámara clara de dos ejemplares de <i>T. dumbletonensis</i> . A) RE-23(+0,2)/1, con L=16,02 mm, A=17,01 mm y E=7,97 mm; B) RE-28(+1,5)/4, con L=16,07 mm, A=19,66 mm y E=10,69 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	142
Figura 50. <i>T. dumbletonensis</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-187/8 del Pliensbachiense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=16,63, A=19,97, E=12,95 .....	143
Figura 51. <i>T. dumbletonensis</i> . Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar SP-187/8 (Pliensbachiense Superior). A), B) y C) Aspecto de la crura raduliforme de sección triangular en sucesivos cortes a 4,25, 4,52 y 4,80 mm del umbo, respectivamente .....	144
Figura 52. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de <i>T. subconcinna</i> del nivel 131 (Pliensbachiense Superior) de la sección de Sierra Palomera. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación número de costillas en la valva dorsal/número de costillas en el pliegue. SP: N=33. En negro: dimensiones del tipo .....	149
Figura 53. Dibujos con cámara clara del ejemplar SP-131/47 de <i>T. subconcinna</i> , con L=20,00 mm, A=23,91 mm y E=13,92 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.....	150
Figura 54. <i>T. subconcinna</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-131/17 del Pliensbachiense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=16,98, A=20,03, E=12,34 .....	151
Figura 55. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de <i>Q. quadrata</i> estudiados. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. SP: N=18; TU: N=8. En negro: dimensiones del tipo ..	159
Figura 56. Dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de <i>Q. quadrata</i> . A) TU-25/10 (Zona Margaritatus), con L=19,90 mm, A=19,20 mm y E=17,79 mm; B) TU-25/9 (Zona Margaritatus), con L=20,02 mm, A=23,20 mm y E=15,23 mm; C) SP-131/8, con L=18,14 mm, A=19,68 mm y E=15,61 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	160
Figura 57. <i>Q. quadrata</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TU-25/13 de la Zona Margaritatus de la sección de Turmiel. Dimensiones principales (en mm): L=18,56, A=23,69, E=17,29 .....	161

Figura 58. <i>Q. quadrata</i> . Fotografías de detalle del ejemplar TU-25/13 (Zona Margaritatus). A) Septalio estecho y profundo a 2,88 mm del umbo; B) placas cardinales robustas y fosetas crenuladas a 3,26 mm del umbo; C) aspecto de la crura a 7,72 mm del umbo .....	162
Figura 59. Gráficos de dispersión para los ejemplares de <i>Q. attenuata</i> de la Zona Spinatum de Almonacid de la Cuba 2 y Turmiel. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 2CU: N=12; TU: N=30 ejemplares. En negro: dimensiones del tipo .....	168
Figura 60. Dibujos con cámara clara de dos ejemplares de <i>Q. attenuata</i> . A) TU-40/29 (Zona Spinatum), con L=20,65 mm, A=24,78 mm y E=22,30 mm; B) RE-28 sup./4, con L=16,66 mm, A=20,77 mm y E=17,66 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	169
Figura 61. <i>Q. attenuata</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-177/6 del Pliensbachense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=20,00, A=24,72, E=18,10 .....	170
Figura 62. <i>Q. attenuata</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TU-40/23 de la Zona Spinatum de la sección de Turmiel. Dimensiones principales (en mm): L=19,58, A=22,00, E=20,13 .....	171
Figura 63. <i>Q. attenuata</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar OL-73/3 de la Zona Spinatum de la sección de La Ventosa del Ducado. Dimensiones principales (en mm): L=21,30, A=27,69, E=18,65 .....	172
Figura 64. <i>Q. attenuata</i> . Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar TU-40/23 (Zona Spinatum). A) Collar peduncular grueso a 1,31 mm del umbo. La valva dorsal ya está presente en esta sección aunque no aparece reflejada en la fotografía; B) septalio a 3,21 mm del umbo; C) dientes crenulados, denticulos puntiagudos y placas cardinales a 3,53 mm del umbo. D), E) y F) aspecto de la crura en tres secciones a 5,70, 7,70 y 8,23 mm del umbo, respectivamente .....	173
Figura 65. <i>Q. attenuata</i> . Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar OL-73/3 (Zona Spinatum). A) Collar peduncular delgado a 1,27 mm del umbo; B) septalio a 2,77 mm del umbo; C) dientes crenulados acompañados de denticulos afilados a 4,05 mm del umbo. D), E) y F) aspecto de la crura en tres secciones a 6,12, 6,42 y 6,85 mm del umbo, respectivamente .....	173
Figura 66. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de <i>G. curviceps</i> estudiados en la Zona Jamesoni de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 1CU: N=251; PR: N=259; CA: N=106. En negro: dimensiones del lectotipo .....	184
Figura 67. Dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de <i>G. curviceps</i> . A) PR-22/102 (Zona Jamesoni), con L=10,40 mm, A=10,59 mm y E=9,81 mm; B) 1CU-109/2 (Zona Jameson), con L=12,35 mm, A=13,77 mm y E=12,63 mm; C) TV-29.43/15 (Pliensbachense Inferior), con L=18,15 mm, A=20,12 mm y E=18,94 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas lateral, dorsal y frontal, respectivamente .....	185
Figura 68. <i>G. curviceps</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-18/27 de la Zona Jamesoni (Subzona Taylori) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,92, A=13,43, E=11,85.....	186
Figura 69. <i>G. curviceps</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-65/3 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=16,66, A=15,95, E=14,03 .....	187
Figura 70. <i>G. curviceps</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-105T/27 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=11,94, A=12,35, E=11,08 .....	188
Figura 71. <i>G. curviceps</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-215/186 de la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=13,19, A=12,29, E=12,07 .....	189

Figura 72. <i>G. curviceps</i> . Fotografías de detalle del ejemplar CA-215/186 (Zona Jamesoni). Izquierda: septalio estecho, alargado y profundo a 2,53 mm del umbo. Derecha: crura a 4,72 mm del umbo .....	190
Figura 73. <i>G. curviceps</i> . Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-105T/27 (Zona Jamesoni). A) Septalio ovalado y profundo a 1,72 mm del umbo; B) inserción del diente crenulado y aspecto del borde interno de la foseta, que alcanza hasta la base de las láminas dentales (a 3,46 mm); C) crura triangular con la base orientada hacia la valva dorsal (a 4,24 mm) .....	190
Figura 74. Poblaciones de <i>G. curviceps</i> correspondientes a los niveles PR-18 (N=88), PR-22 (N=75) y PR-26 (N=27) de la sección de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Taylori). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad .....	191
Figura 75. Gráficos de dispersión para las poblaciones de <i>G. curviceps</i> de Préjano; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva braquial; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida entre los flancos .....	192
Figura 76. Poblaciones de <i>G. curviceps</i> de los niveles 1CU-63 (N=36), 1CU-105 (N=32) y 1CU-108 (N=58) de la sección de Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva braquial; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue .....	193
Figura 77. Poblaciones de <i>G. curviceps</i> correspondientes al nivel 215 (N=64) de Castrovido (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue .....	194
Figura 78. Gráficos de dispersión para los ejemplares de <i>G. amalthei</i> estudiados en la Zona Margaritatus. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. CA: N=46; PR: N=171; MA: N=31. En negro: dimensiones del tipo .....	201
Figura 79. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de <i>G. amalthei</i> . A) CA-258/2 (Zona Margaritatus), con L=7,97 mm, A=8,52 mm y E=5,27 mm; B) CA-260/107 (Zona Margaritatus), con L=8,42 mm, A=8,16 y E=5,82; C) PR-283/5 (Zona Davoei), con L=12,26 mm, A=12,84 mm y E=8,43 mm; D) PR-399T/48 (Zona Margaritatus), con L=8,99, A=10,56 y E=6,30 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	203
Figura 80. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-258/6 de la Zona Davoei de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=9,98, A=10,96, E=6,21 .....	204
Figura 81. <i>G. amalthei</i> . Fotografías de detalle del ejemplar SP-118/1 (Pliensbachense Superior). Izquierda: aspecto de un diente crenulado y su línea de contacto con la foseta a 2,24 mm desde el umbo. Derecha: fuerte desarrollo de un denticulo y de la cavidad denticular a 2,49 mm .....	205
Figura 82. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-118/1 del Pliensbachense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=17,49, A=17,55, E=9,88 .....	205
Figura 83. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-264/1 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=11,99, A=13,89, E=9,86 .....	206
Figura 84. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-267/1 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=10,76, A=11,39, E=7,81 .....	207
Figura 85. <i>G. amalthei</i> . Fotografías de detalle del ejemplar PR-267/1 (Zona Davoei). Izquierda: septalio poco profundo y placas septaliales cortas a 1,54 mm del extremo posterior de la concha. Derecha: dientes crenulados, placas cardinales rectas y subhorizontales y bases crurales redondeadas a 1,70 mm .....	207

Figura 86. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-283/11 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=10,12, A=10,77, E=8,11 .....	208
Figura 87. <i>G. amalthei</i> . Fotografías de detalle del ejemplar PR-283/11 (Zona Davoei). Izquierda: parte basal de la lámina dental, diente y foseta accesoria ancha y recta a 1,83 mm del umbo. Derecha: crura de sección triangular alargada a 2,82 mm del umbo .....	208
Figura 88. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-308/3 de la Zona Margaritatus (Subzona Stokesi) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,09, A=13,36, E=10,22 .....	209
Figura 89. <i>G. amalthei</i> . Fotografías de detalle del ejemplar PR-308/3 (Zona Margaritatus, Subzona Stokesi). Izquierda: collar peduncular a 0,26 mm del umbo. Centro: placas deltidiales convergentes a 0,67 mm. Derecha: crura de sección triangular a 2,70 mm .....	209
Figura 90. Poblaciones de <i>G. amalthei</i> correspondientes a los niveles PR-399a (N=51), PR-399T (N=32) y PR-401 (N=31) de Préjano (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad .....	211
Figura 91. Poblaciones de <i>G. amalthei</i> correspondientes a los niveles PR-399a (N=51), PR-399T (N=32) y PR-401 (N=31) de Préjano (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus). E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue .....	211
Figura 92. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-399T/24 de la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=11,05, A=13,07, E=9,98 .....	212
Figura 93. <i>G. amalthei</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-399T/47 de la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=8,90, A=10,01, E=7,22 .....	213
Figura 94. Poblaciones de <i>G. amalthei</i> correspondientes al nivel CA-260 (N=38) de Castrovido (Zona Margaritatus). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue .....	214
Figura 95. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de <i>G. muirwoodae</i> (Zona Margaritatus). A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. CA: N=29; MA: N=28; PR: N=131; 1CU: N=10. En negro: dimensiones del tipo .....	221
Figura 96. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de <i>G. muirwoodae</i> . A) MA-186/3 (Zona Margaritatus), con L=10,25 mm, A=11,88 mm y E=8,53 mm; B) PR-433/31 (Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus), con L=8,04 mm, A=9,10 mm y E=7,00 mm; C) CA-260/112 (Zona Margaritatus), con L=10,84 mm, A=11,38 mm y E=8,11 mm; D) 1CU-233/6 (Zona Margaritatus), con L=13,79 mm, A=16,35 mm y E=12,24 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente .....	222
Figura 97. <i>G. muirwoodae</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-425/4 de la Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=8,74, A=8,91, E=6,10.....	223
Figura 98. <i>G. muirwoodae</i> . Fotografías de detalle de los ejemplares PR-425/4 (A y B) y PR-433/30 (C) de la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). A) Septalio, con placas septaliales gruesas y paralelas entre sí (a 1,51 mm del umbo); B) crura de sección ovalada a 2,73 mm; C) diente crenulado, borde interno de la foseta diferenciado y base crural redondeada a 1,37 mm del umbo .....	223
Figura 99. <i>G. muirwoodae</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-233/10 de la Zona Margaritatus de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=9,26, A=10,40, E=7,70 .....	224

Figura 100. <i>G. muirwoodae</i> . Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-233/10 (Zona Margaritatus). Izquierda: inserción de los dientes en las fosetas, con el borde interno diferenciado, placas cardinales inclinadas hacia la valva dorsal y septo medio alargado y robusto (a 1,30 mm del extremo posterior de la concha). Derecha: crura subtriangular de base arqueada a 2,24 mm del umbo	224
Figura 101. <i>G. muirwoodae</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-260/55 de la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=8,72, A=7,72, E=6,51	225
Figura 102. Poblaciones de <i>G. muirwoodae</i> correspondientes al nivel 433 (N=36) de Préjano (Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue	226
Figura 103. <i>G. muirwoodae</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-433/30 de la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=9,37, A=11,07, E=8,17	227
Figura 104. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de <i>G. cantabrica</i> estudiados en la Zona Spinatum de las secciones de Almonacid de la Cuba 1 (N=4) y 2 (N=35). A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. En negro: dimensiones del tipo	231
Figura 105. Dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de <i>G. cantabrica</i> procedentes de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. A) 2CU-8/3, con L=9,06 mm, A=8,73 mm y E=6,05 mm; B) 2CU-10/7, con L=7,79 mm, A=7,72 mm y E=6,04 mm; C) 2CU-12/4, con L=8,46 mm, A=8,53 mm y E=6,35 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente	232
Figura 106. <i>G. cantabrica</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 2CU-10/5 de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. Dimensiones principales (en mm): L=8,33, A=9,18, E=6,77	232
Figura 107. <i>G. cantabrica</i> . Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 2CU-8/1 de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. Dimensiones principales (en mm): L=8,99, A=9,19, E=6,10	233
Figura 108. <i>G. cantabrica</i> . Fotografías de detalle de los ejemplares 2CU-10/5 (A) y 2CU-8/1 (B y C) de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). A) Aspecto del collar peduncular a 0,54 mm del umbo. B) Diente cardinal, denticulo, foseta y foseta accesoria a 1,25 mm del umbo. C) Bases crurales de sección ovalada a 1,65 mm del umbo	234
Figura 109. Relaciones entre los tipos de crura de los grupos raducal y septifal. Modificado de MANCENÍO & MOTCHUROVA-DEKOVA, 2010	238
Figura 110. Significado de la información representada por un gráfico de caja. La notación Q hace referencia a los cuartiles, que agrupan al 25% de los datos	244
Figura 111. Gráficos de caja (boxplot) para las poblaciones consideradas de <i>G. curviceps</i> . Explicación en el texto	245
Figura 112. Análisis discriminante para las poblaciones de <i>G. curviceps</i> procedentes de siete niveles de las secciones de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). El aspa central marca en todos los gráficos la posición del centroide (punto medio de los datos)	247
Figura 113. Gráficos de caja para las poblaciones consideradas de <i>G. amalthei</i>	249
Figura 114. Análisis discriminante para las poblaciones de <i>G. amalthei</i> procedentes de cuatro niveles de las secciones de Préjano y Castrovido (Zona Margaritatus)	250
Figura 115. Gráficos de caja para las poblaciones consideradas de <i>T. dunrobinensis</i>	252
Figura 116. Análisis discriminante para las poblaciones de <i>T. dunrobinensis</i> procedentes de nueve niveles de las secciones de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni)	253

Figura 117. Gráficos de caja para las poblaciones consideradas de <i>T. ranina</i> .....	255
Figura 118. Análisis discriminante para las poblaciones de <i>T. ranina</i> procedentes de tres niveles de las secciones de Préjano y Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni) .....	256
Figura 119. Gráficos de caja para las especies de <i>Gibbirhynchia</i> .....	258
Figura 120. Análisis discriminante para las poblaciones de <i>G. curviceps</i> (nivel PR-18, Zona Jamesoni, Subzona Taylori), <i>G. amalthei</i> (nivel PR-399T, Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus) y <i>G. muirwoodae</i> (nivel PR-433, Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus) .....	259
Figura 121. Gráficos de caja para las especies de <i>Tetrarhynchia</i> ( <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> : 1CU-108; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	261
Figura 122. Análisis discriminante para las poblaciones de tres especies de <i>Tetrarhynchia</i> . Las muestras de <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> proceden del nivel 1CU-108 (Zona Jamesoni); la muestra de <i>T. subconcinna</i> procede del nivel SP-131 (Pliensbachiense Superior) .....	262
Figura 123. Gráficos de caja para las especies de <i>Tetrarhynchia</i> ( <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> : 1CU-108 y 1CU-49, respectivamente; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	263
Figura 124. Análisis discriminante para las poblaciones de tres especies de <i>Tetrarhynchia</i> . Las muestras de <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> proceden de los niveles 1CU-108 y 1CU-49, respectivamente (Zona Jamesoni); la muestra de <i>T. subconcinna</i> procede del nivel SP-131 (Pliensbachiense Superior) .....	265
Figura 125. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en la asociación de la Zona Jamesoni. A) <i>G. curviceps</i> (N=259 en PR, N=106 en CA y N=251 en 1CU); B) <i>T. dunrobinensis</i> (N=138 en PR, N=154 en CA y N=299 en 1CU); C) <i>T. ranina</i> (N=58 en PR, N=74 en CA y N=106 en 1CU); D) variabilidad del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue .....	267
Figura 126. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>G. curviceps</i> de las secciones de 1CU, PR y CA (Zona Jamesoni). Valores de N iguales a los de la figura 125 .....	268
Figura 127. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>T. dunrobinensis</i> de las secciones de 1CU, PR y CA (Zona Jamesoni). Valores de N iguales a los de la figura 125 .....	269
Figura 128. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>T. ranina</i> de las secciones de 1CU, PR y CA (Zona Jamesoni). Valores de N iguales a los de la figura 125 .....	269
Figura 129. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en <i>G. amalthei</i> de la Zona Davoei (N=54 en PR y N=12 en CA). A) Variables continuas; B) variables discontinuas .....	270
Figura 130. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>G. amalthei</i> de las secciones de CA y PR (Zona Davoei). Valores de N iguales a los de la figura 129 .....	270
Figura 131. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en la Zona Margaritatus. A), C) y E) <i>G. amalthei</i> (N=192 en PR, N=46 en CA y N=31 en MA), <i>G. muirwoodae</i> (N=131 en PR, N=29 en CA y N=28 en MA) y <i>T. tetrahedra</i> (N=15 en MA, N=8 en TU, N=20 en 1CU y N=19 en SP); B), D) y F) variabilidad del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue .....	271
Figura 132. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>G. amalthei</i> de las secciones de CA, MA y PR (Zona Margaritatus). Valores de N iguales a los de la figura 131 .....	272
Figura 133. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>G. muirwoodae</i> de las secciones de CA, MA y PR (Zona Margaritatus). Valores de N iguales a los de la figura 131 .....	272



Figura 134. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>T. tetrahedra</i> de las secciones de CA, MA, SP y TU (Zona Margaritatus). Valores de N iguales a los de la figura 131 .....	273
Figura 135. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en la Zona Spinatum. A), C) y E) <i>Q. attenuata</i> (N=30 en TU, N=15 en SP y N=12 en 2CU), <i>T. dumbletonensis</i> (N=3 en OL y N=7 en SP) y <i>G. cantabrica</i> (N=4 en 1CU y N=35 en 2CU); B), D) y F) variabilidad del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue .....	274
Figura 136. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>Q. attenuata</i> de las secciones de 2CU, SP y TU (Zona Spinatum). Valores de N iguales a los de la figura 135 .....	275
Figura 137. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de <i>G. cantabrica</i> de las secciones de 1CU y 2CU (Zona Spinatum). Valores de N iguales a los de la figura 135 .....	275
Figura 138. Leyenda litológica de las secciones estudiadas en este trabajo .....	279
Figura 139. Sección de Castrovido: límite Pliensbachense-Toarciense .....	282
Figura 140. Columna estratigráfica de la sección de Castrovido mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO <i>et al.</i> (1988) .....	283
Figura 141. Sección de Préjano: aspecto general .....	285
Figura 142. Columna estratigráfica de la sección de Préjano mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en los tramos A-C. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	287
Figura 143. Columna estratigráfica de la sección de Préjano mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en los tramos D-G. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	288
Figura 144. Columna estratigráfica de la sección de Préjano mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en los tramos G-H. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	289
Figura 145. Sección de Préjano. Parte final del tramo B (niveles 38-83) y tramo C (niveles 84-188) .....	289
Figura 146. Sección de Muro de Aguas: aspecto general .....	290
Figura 147. Sección de Muro de Aguas: detalle del aspecto del tramo G perteneciente a la Zona Margaritatus .....	291
Figura 148. Columna estratigráfica de la sección de Muro de Aguas mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	292
Figura 149. Sección de Talveila. Izquierda: <i>hardground</i> en la base del tramo 21. Derecha: aspecto de la Unidad D .....	293
Figura 150. Columna estratigráfica de la sección de Talveila mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en la Unidad D (tramos 21-35). Modificada de COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988) .....	294
Figura 151. Sección de La Ventosa del Ducado. Aspecto de la Fm Cuevas Labradas con niveles dolomíticos en la base. Los primeros niveles bioclásticos se sitúan a techo de las dolomías .....	296
Figura 152. Sección de La Ventosa del Ducado. Izquierda: Fm Cuevas Labradas con paquetes de calizas que van dando resalte hasta el tramo D, donde afloran las dolomías de esta formación. Derecha: detalle del nivel 20 del tramo D correspondiente a un relleno de canal con abundantes rinconélidos .....	297
Figura 153. Columna estratigráfica de la sección de La Ventosa del Ducado mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	299
Figura 154. Sección de Renales. Aspecto general de la Fm. Cuevas Labradas .....	300

Figura 155. Sección de Renales. Tramos K-L, tránsito entre las formaciones Cerro del Pez y Barahona .....	301
Figura 156. Sección de Renales. Parte terminal de la Fm Barahona (tramo L) .....	301
Figura 157. Columna estratigráfica de Renales (RE) mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	302
Figura 158. Sección de Turmiel. Izquierda: vista general del corte. Derecha: aspecto de las formaciones Barahona y Cerro del Pez en la localidad tipo .....	304
Figura 159. Sección de Turmiel. Izquierda: <i>hardground</i> de la base de la Fm Cerro del Pez. Derecha: detalle de los ostreidos conservados .....	304
Figura 160. Sección de Turmiel. Izquierda: contacto entre las formaciones Cerro del Pez y Barahona (tramos A-B). Derecha: tramo C (parcialmente cubierto) y D correspondientes a la Fm Barahona .....	305
Figura 161. Columna estratigráfica de Turmiel mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO <i>et al.</i> (2008) .....	306
Figura 162. Sección de Almonacid de la Cuba 1. Izquierda: aspecto general con referencia en el nivel 17 del tramo A. Derecha: Fm Cuevas Labradas (escala en el nivel 35) .....	308
Figura 163. Sección de Almonacid de la Cuba 1. A, B y C) Aspecto de la Zona Jamesoni, constituida por los tramos A, B, C, D y primeros niveles del E; D) Aspecto de la Zona Ibex (continuación del tramo E) .....	309
Figura 164. Columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 1 mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO <i>et al.</i> (1999) .....	311
Figura 165. Continuación de la columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 1 .....	312
Figura 166. Sección de Almonacid de la Cuba 2. Aspecto general del corte. Los niveles calizos de la Fm Barahona se correlacionan con el techo de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Los rinconélidos estudiados en esta sección proceden de la Fm Turmiel (niveles 1-35) .....	313
Figura 167. Columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 2 mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO <i>et al.</i> (2010) .....	314
Figura 168. Sección de Sierra Palomera. Aspecto de la Fm Cuevas Labradas .....	317
Figura 169. Sección de Sierra Palomera. A) y B) Formaciones Cuevas Labradas (tramos A-C) y Cerro del Pez (tramo D) separadas por un <i>hardground</i> (HG); C) aspecto del <i>hardground</i> ; D) detalle de los ostreidos y prectínidos observados en el HG .....	317
Figura 170. Sección de Sierra Palomera. Aspecto de las formaciones Barahona (tramos E, F y G) y Turmiel (tramo H) .....	318
Figura 171. Columna estratigráfica de Sierra Palomera mostrando la distribución de los braquiópodos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982) .....	319
Figura 172. Escala zonal de referencia. Modificada de DOMMERGUES <i>et al.</i> (1997) .....	321
Figura 173. Distribución estratigráfica de las especies de rinconélidos reconocidas en el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica. 1) <i>T. dunrobinensis</i> , ejemplar 1CU-99/50; 2) <i>T. ranina</i> , ejemplar RE-1/18; 3) <i>T. tetrahedra</i> , ejemplar SP-79/6; 4) <i>T. dumbletonensis</i> , ejemplar SP-188/14; 5) <i>T. subconcinna</i> , ejemplar SP-131/17; 6) ? <i>S. cf. squamiplex</i> , ejemplar OL-20(+0,34)/3; 7) <i>G. curviceps</i> , ejemplar 1CU-109/2; 8) <i>G. amalthei</i> , ejemplar CA-260/2; 9) <i>G. muirwoodae</i> , ejemplar MA-172/1; 10) <i>G. cantabrica</i> , ejemplar 2CU-17/1; 11) <i>Q. quadrata</i> , ejemplar TU-25/13; 12) <i>Q. attenuata</i> , ejemplar TU-40/29; 13) <i>C. briseis</i> , ejemplar CA-242/5; 14) <i>F. furcata</i> , ejemplar CA-326/4. Abreviaturas utilizadas: Capricor. (Capricornus), Hawsker. (Hawskerense), Massean. (Masseanum), Polymorp. (Polymorphus), Raricos. (Raricostatum), Sinem. (Sinemuriense), Subnodo. (Subnodosus), Tenuic. (Tenuicostatum) y Toarc. (Toarciense). Escala de los ejemplares figurados: x1 .....	323

Figura 174. Propuesta de zonación con rinconélidos para el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica, indicando las zonaciones establecidas con anterioridad para otras cuencas afines. Calibración de las zonas de ammonites a partir del trabajo de Ogg <i>et al.</i> (2008). Abreviaturas: APY: Apyrenum, BRE: Brevispina, CAP: Capricornus, GIB: Gibbosus, FIG: Figulinum, HAW: Hawskerense, JAM: Jamesoni, LUR: Luridum, MAC: Maculatum, MARGARIT: Margaritatus, MAS: Masseanum, PAL: Paltus, POL: Polymorphus, RARICOST: Raricostatum, SIN: Sinemuriense, SUB: Subnodosus, STO: Stokesi, TAY: Taylora, TENUICOST: Tenuicostatum, TO: Toarciense y VAL: Valdani .....	326
Figura 175. Bioerosión. A1) <i>T. dunrobinensis</i> . Ejemplar 1CU-34/4; A2) detalle de las perforaciones; B1) <i>T. tetrahedra</i> . Ejemplar SP-77/14; B2) detalle del boring; C1) <i>G. amalthei</i> . Ejemplar CA-260/17; C2) detalle de las trazas ramificadas del ejemplar anterior; D1) <i>G. curviceps</i> . Ejemplar CA-220/7; D2) detalle de las galerías realizadas a favor de las costillas del ejemplar anterior. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm .....	331
Figura 176. Cementación de cavidades tras el proceso de biodegradación-descomposición de la materia orgánica y el enterramiento de los ejemplares. A) <i>T. dunrobinensis</i> . Ejemplar 1CU-34/9; B) <i>T. dunrobinensis</i> . Ejemplar 1CU-99/19; C) <i>T. dunrobinensis</i> . Ejemplar 1CU-108/27; D) <i>T. dunrobinensis</i> . Ejemplar CA-218/23; E) <i>T. ranina</i> . Ejemplar CA-234/9; F) <i>T. dunrobinensis</i> . Ejemplar CA-218/17; G1) <i>T. ranina</i> . Ejemplar PR-103/1; G2) detalle del ejemplar anterior; H) <i>T. subconcinna</i> . Ejemplar SP-131/46. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm .....	333
Figura 177. Mineralización: reemplazamiento por sulfuros de hierro. A1) <i>T. ranina</i> . Ejemplar PR-103/1; A2) detalle del crecimiento de los cristales de sulfuro de hierro sobre la superficie de la concha del ejemplar anterior; B1) <i>G. amalthei</i> . Ejemplar PR-401/26; B2) detalle del ejemplar PR-401/26. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm .....	334
Figura 178. Mineralización <i>sensu stricto</i> . A1) <i>G. curviceps</i> . Ejemplar 1CU-108/12; A2) detalle de los cristales de yeso y los huecos en los que presumiblemente se alojaron otros cristales antes de su disolución; A3) detalle con más aumentos del ejemplar anterior; B1) <i>G. curviceps</i> . Ejemplar 1CU-108/81; B2) detalle de la vista dorsal del ejemplar anterior; B3) vista lateral del mismo ejemplar; B4) detalle aumentado del ejemplar anterior. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm salvo indicación contraria .....	335
Figura 179. Esquema geológico del área de Almonacid de la Cuba-Belchite y localización de la sección de Almonacid de la Cuba 1 (Modificado de COMAS-RENGIFO <i>et al.</i> , 1999) .....	336
Figura 180. Distorsión mecánica. Las flechas indican el sentido de la deformación. A) <i>G. curviceps</i> . Ejemplar CA-215/60; B) <i>G. curviceps</i> . Ejemplar CA-215/61; C) <i>G. curviceps</i> . Ejemplar CA-215/63; D) <i>T. ranina</i> . Ejemplar 1CU-171/5; E) <i>G. muirwoodae</i> . Ejemplar PR-404/1. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm .....	337
Figura 181. Abundancia de rinconélidos en la Zona Jamesoni de las secciones estudiadas .....	340
Figura 182. Abundancia de rinconélidos en las zonas Ibex (A) y Davoei (B) de las secciones estudiadas .....	341
Figura 183. Abundancia de rinconélidos en la Zona Margaritatus de las secciones estudiadas .....	342
Figura 184. Abundancia de rinconélidos en la Fm Barahona de las secciones estudiadas. A) Zona Spinatum; B) últimos niveles de la Fm Barahona .....	343
Figura 185. Tipos de costulación referidos a la comisura frontal identificados en las especies estudiadas .....	349
Figura 186. Presencia en otras cuencas pliensbachenses de las especies de rinconélidos estudiadas. Datos obtenidos a partir de los trabajos de TCHOUMATCHENCO, 1996 (Bulgaria); AGER, 1977 (Reino Unido); ALMÉRAS <i>et al.</i> , 2010 (Macizo Armoricano francés); COMAS-RENGIFO <i>et al.</i> , 2008 (Cuenca asturiana); ALMÉRAS <i>et al.</i> , 1997 (Francia, dominio del N del Tethys); VÖRÖS, 2009 (Hungría); SIBLIK, 2002 (Alpes calcáreos septentrionales, Austria); ALMÉRAS & FAURÉ, 2000 (Pirineos franco-españoles); MOUTERDE, ROCHA & RUGET, 1971; MOUTERDE, DOMMERGUES & ROCHA, 1983 (Portugal); BAEZA-CARRATALÁ, 2008 (Subbético oriental); TERMIER & DUBAR, 1940; DUBAR, 1949 (Marruecos) y ALMÉRAS <i>et al.</i> , 2007 (Argelia occidental) .....	357
Figura 187. Distribución paleogeográfica de los géneros de rinconélidos estudiados en el Pliensbachense del Tethys occidental (paleomapa modificado de ZIEGLER, 1988; BASSOULLET <i>et al.</i> , 1993 y DERA <i>et al.</i> , 2009) .....	359

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Atribuciones sistemáticas de los géneros estudiados en este trabajo a partir de las revisiones de los tratados sobre paleontología de invertebrados de MOORE (1965) y SAVAGE <i>et al.</i> (2002) .....	56
Tabla 2. Comparación entre los caracteres externos e internos empleados en la definición de las subfamilias a las que pertenecen los géneros estudiados en este trabajo. Cuadro elaborado a partir de las descripciones de MOORE (1965) y SAVAGE <i>et al.</i> (2002) .....	58
Tabla 3. Dimensiones de los ejemplares de <i>C. briseis</i> .....	79
Tabla 4. Dimensiones de los ejemplares de <i>F. furcata</i> .....	85
Tabla 5. Dimensiones de los ejemplares de ? <i>S. cf. squamiplex</i> .....	90
Tabla 6. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=154) de <i>T. dunrobinensis</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido .....	97
Tabla 7. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=138) de <i>T. dunrobinensis</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Préjano .....	97
Tabla 8. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=26) de <i>T. dunrobinensis</i> de la sección de Talveila .....	97
Tabla 9. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=299) de <i>T. dunrobinensis</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1 .....	97
Tabla 10. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>T. dunrobinensis</i> en las secciones estudiadas .....	97
Tabla 11. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=74) de <i>T. ranina</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido .....	116
Tabla 12. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=58) de <i>T. ranina</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Préjano .....	116
Tabla 13. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=106) de <i>T. ranina</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1 .....	116
Tabla 14. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=17) de <i>T. ranina</i> en la Zona Jamesoni de la sección de Renales .....	116
Tabla 15. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=11) de <i>T. ranina</i> de la sección de Talveila .....	116
Tabla 16. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>T. ranina</i> de las secciones estudiadas .....	117
Tabla 17. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=15) de <i>T. tetrahedra</i> de la Zona Margaritatus en la sección de Muro de Aguas .....	129
Tabla 18. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=20) de <i>T. tetrahedra</i> de la Zona Margaritatus en la sección de Almonacid de la Cuba 1 .....	130
Tabla 19. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=19) de <i>T. tetrahedra</i> de la Zona Margaritatus en la sección de Sierra Palomera .....	130
Tabla 20. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=8) de <i>T. tetrahedra</i> de la Zona Margaritatus en la sección de Turmiel .....	130
Tabla 21. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en <i>T. tetrahedra</i> en las secciones estudiadas .....	130

Tabla 22. Dimensiones de los ejemplares de <i>T. dumbletonensis</i> de la sección de Renales .....	141
Tabla 23. Dimensiones de los ejemplares de <i>T. dumbletonensis</i> de la sección de Sierra Palomera .....	141
Tabla 24. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=33) de <i>T. subconcinna</i> del nivel 131 (Pliensbachense Superior) de la sección de Sierra Palomera .....	148
Tabla 25. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>T. subconcinna</i> del nivel 131 (Pliensbachense Superior) de la sección de Sierra Palomera .....	148
Tabla 26. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=8) de <i>Q. quadrata</i> de la Zona Margaritatus en la sección de Turmiel .....	158
Tabla 27. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=18) de <i>Q. quadrata</i> del nivel 131 del Pliensbachense Superior de la sección de Sierra Palomera .....	158
Tabla 28. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>Q. quadrata</i> en las secciones estudiadas .....	158
Tabla 29. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=7) de <i>Q. attenuata</i> del nivel 28 (Pliensbachense Superior) en la sección de Renales .....	166
Tabla 30. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=30) de <i>Q. attenuata</i> de la Zona Spinatum en la sección de Turmiel .....	166
Tabla 31. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=12) de <i>Q. attenuata</i> de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) en la sección de Almonacid de la Cuba 2 .....	167
Tabla 32. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=15) de <i>Q. attenuata</i> del nivel 177 (Pliensbachense Superior) en la sección de Sierra Palomera .....	167
Tabla 33. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>Q. attenuata</i> en las secciones estudiadas .....	167
Tabla 34. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=106) de <i>G. curviceps</i> de la Zona Jamesoni en la sección de Castrovido .....	182
Tabla 35. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=259) de <i>G. curviceps</i> de la Zona Jamesoni en la sección de Préjano .....	0
Tabla 36. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=20) de <i>G. curviceps</i> del Pliensbachense Inferior en la sección de Talveila .....	182
Tabla 37. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=251) de <i>G. curviceps</i> de la Zona Jamesoni en la sección de Almonacid de la Cuba 1 .....	182
Tabla 38. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>G. curviceps</i> en las secciones estudiadas .....	182
Tabla 39. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=46) de <i>G. amalthei</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido .....	200
Tabla 40. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=31) de <i>G. amalthei</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Muro de Aguas .....	200
Tabla 41. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=192) de <i>G. amalthei</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Préjano .....	200
Tabla 42. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>G. amalthei</i> de las secciones estudiadas .....	200
Tabla 43. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=29) de <i>G. muirwoodae</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido .....	219

Tabla 44. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=28) de <i>G. muirwoodae</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Muro de Aguas.....	219
Tabla 45. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=131) de <i>G. muirwoodae</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Préjano.....	219
Tabla 46. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=10) de <i>G. muirwoodae</i> en la Zona Margaritatus de la sección de Almonacid de la Cuba 1 .....	219
Tabla 47. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>G. muirwoodae</i> en las secciones estudiadas .....	220
Tabla 48. Dimensiones de los ejemplares de <i>G. cantabrica</i> de la Zona Spinatum en la sección de Almonacid de la Cuba 1 .....	230
Tabla 49. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=35) de <i>G. cantabrica</i> en la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2.....	230
Tabla 50. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de <i>G. cantabrica</i> en la sección estudiada.....	230
Tabla 51. Relación entre patrones microestructurales de la concha y tipos de crura en los rinconélidos. Modificado de MANCENIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010) .....	237
Tabla 52. Correspondencia entre la microestructura de la capa secundaria y los tipos de crura en los géneros estudiados .....	239
Tabla 53. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de <i>G. curviceps</i> .....	244
Tabla 54. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>G. curviceps</i> .....	246
Tabla 55. Número de ejemplares que se pueden atribuir a <i>G. curviceps</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.....	248
Tabla 56. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de <i>G. amalthei</i> .....	248
Tabla 57. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>G. amalthei</i> .....	250
Tabla 58. Número de ejemplares que se pueden atribuir a <i>G. amalthei</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel .....	251
Tabla 59. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de <i>T. dunrobinensis</i> .....	251
Tabla 60. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>T. dunrobinensis</i> .....	252
Tabla 61. Número de ejemplares que se pueden atribuir a <i>T. dunrobinensis</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.....	254
Tabla 62. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de <i>T. ranina</i> .....	254
Tabla 63. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>T. ranina</i> .....	255
Tabla 64. Número de ejemplares que se pueden atribuir a <i>T. ranina</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel .....	257

Tabla 65. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de tres especies de <i>Gibbirhynchia</i> .....	257
Tabla 66. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>Gibbirhynchia</i> .....	258
Tabla 67. Número de ejemplares que se pueden atribuir cada especie de <i>Gibbirhynchia</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados de cada especie .....	260
Tabla 68. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de tres especies de <i>Tetrahynchia</i> ( <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> : 1CU-108; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	260
Tabla 69. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>Tetrahynchia</i> ( <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> : 1CU-108; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	261
Tabla 70. Número de ejemplares que se pueden atribuir cada especie de <i>Tetrahynchia</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados de cada especie ( <i>T. dunrobinensis</i> y <i>T. ranina</i> : 1CU-108; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	262
Tabla 71. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de tres especies de <i>Tetrahynchia</i> ( <i>T. dunrobinensis</i> : 1CU-108; <i>T. ranina</i> : 1CU-49; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	263
Tabla 72. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de <i>Tetrahynchia</i> ( <i>T. dunrobinensis</i> : 1CU-108; <i>T. ranina</i> : 1CU-49; <i>T. subconcinna</i> : SP-131) .....	264
Tabla 73. Número de ejemplares que se pueden atribuir cada especie de <i>Tetrahynchia</i> tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel .....	265
Tabla 74. Número total de ejemplares en las secciones estudiadas en el Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica .....	322

## 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

---

Los braquiópodos del Jurásico Inferior han sido objeto de importantes monografías realizadas en toda Europa desde el siglo XIX. Su abundancia en los yacimientos y su interés estratigráfico fueron el origen de trabajos de gran envergadura, muchos de ellos desarrollados durante décadas, en los que se figuraban y describían multitud de especies. Entre ellos podemos destacar los de SOWERBY (1812-22, 1823-45) y DAVIDSON (1851-52, 1876-78) en Reino Unido, VON BUCH (1835, 1838) y ROTHPLETZ (1886) en Alemania, d'ORBIGNY (1847-50) y DESLONGCHAMPS (1862-85) en Francia, MALLADA (1875-91) en España y CHOFFAT (1880) en Portugal. Estos amplios estudios descriptivos constituyeron el punto de partida de trabajos posteriores sobre la braquiofauna jurásica, como se comentará más detalladamente en el siguiente capítulo.

Por lo que se refiere a la Cordillera Ibérica, ámbito geográfico del presente estudio, los rinconélidos del Pliensbachiense son conocidos sobre todo desde el último cuarto del siglo XX a través de los trabajos de, entre otros, GOY (1971), GOY & ROBLES (1971, 1975), GOY (1974a y b), COMAS-RENGIFO & GOY (1975, 1978), COMAS-RENGIFO



(1982), GOY *et al.* (1984), SOLER (1986), SOLER & COMAS-RENGIFO (1987), etc. En el mismo marco geográfico aunque en un intervalo temporal más amplio, las asociaciones de braquiópodos del Jurásico Inferior-Medio (Toarciense-Aalenense) han sido estudiadas en profundidad por GARCÍA JORAL (1981, 1983, 1986, 2005) y GARCÍA JORAL & GOY (1984, 1986, 1994, 1998, 2000, 2004, 2010). Estos trabajos han aportado valiosos datos sistemáticos, bioestratigráficos, paleobiogeográficos, paleobiológicos y evolutivos que han supuesto un avance muy importante en el conocimiento de los braquiópodos jurásicos.

Sin embargo, pese a la existencia de investigaciones previas sobre estos invertebrados en el contexto del Jurásico Inferior de la Cordillera Ibérica, hasta el momento no se había realizado ningún estudio que permitiera caracterizar en detalle los rasgos morfológicos externos e internos de un grupo tan frecuente y variado como el que constituyen los rinconélidos plienschbachenses, así como su variabilidad intra e interespecífica en virtud de datos biométricos. La gran abundancia y diversidad de estos fósiles en los materiales del Jurásico Inferior, fundamentalmente en el Plienschbachense y Toarciense Inferior, unidas a su escasa representación en la actualidad, convierten a los rinconélidos en un grupo especialmente interesante para la investigación paleontológica. Asimismo, el extenso conocimiento del que se dispone sobre la litoestratigrafía y la bioestratigrafía basada en ammonioideos del Jurásico Inferior hace posible integrar la información aportada por este grupo fósil en un marco geológico y cronoestratigráfico bien establecido.

Otro aspecto de gran relevancia para la consecución de los objetivos planteados en la presente memoria es la edición del nuevo *Treatise on Invertebrate Paleontology* (SAVAGE *et al.*, 2002), que permitirá poner al día la sistemática de este grupo. En esta obra se revisan y actualizan las categorías taxonómicas en las que tradicionalmente se había incluido a los Tetrarhynchiinae, subfamilia que engloba a la mayoría de las especies de rinconélidos reconocidas en el presente trabajo. Además, a la luz del conocimiento actual, se han modificado también las atribuciones referidas a familias y superfamilias, lo que supone un avance fundamental en el establecimiento de la filogenia.

El estudio realizado en esta Tesis Doctoral tiene como objetivo principal contribuir al conocimiento de las asociaciones de rinconélidos del Plienschbachense en la Cordillera Ibérica. En este sentido, la línea fundamental de trabajo se articula en torno a los estudios sistemáticos y descriptivos de detalle de los taxones reconocidos. Los ejemplares proceden de diez secciones estratigráficas representativas de tres de los sectores definidos en la Cordillera Ibérica (Sector Septentrional, Rama Aragonesa y Rama Castellana) que geográficamente pertenecen a las provincias de Logroño, Burgos, Zaragoza, Teruel, Soria y Guadalajara. Estas secciones han sido estudiadas

con anterioridad, por lo que tanto las unidades litoestratigráficas que las conforman como los aspectos bioestratigráficos establecidos a partir de las sucesiones de ammonoideos, son ya conocidos.

Por consiguiente, la ausencia de trabajos sistemáticos exhaustivos sobre los rinconélidos del Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica, la disponibilidad de numerosos ejemplares de este grupo de braquiópodos con abundante material muestreado capa a capa, así como el buen control bioestratigráfico de las secciones de referencia, hacían oportuno abordar un estudio de esta índole considerando diferentes puntos de vista:

- sistemático, cuyo objetivo es la caracterización de los rasgos externos e internos de los taxones de rinconélidos presentes en la cuenca en este intervalo temporal, su variabilidad intra e interespecífica en el ámbito del análisis de las poblaciones y la posterior comparación con los registrados en otras cuencas afines;
- bioestratigráfico, con la finalidad de establecer el rango de los taxones reconocidos en las diferentes secciones estudiadas, proponer una escala zonal basada en rinconélidos para el Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica y calibrarla con la definida con ammonoideos;
- paleoecológico, a fin de intentar establecer las relaciones entre las asociaciones de rinconélidos y los ambientes sedimentarios en que se registran;
- paleobiogeográfico, cuyo punto de partida es el estudio de la distribución de los taxones en un contexto espacio-temporal.



## 2. ANTECEDENTES

---

Los estudios sobre rinconélidos del Jurásico Inferior son relativamente abundantes en la literatura paleontológica, aunque en mucha menor medida que los trabajos sobre otros invertebrados, como los ammonoideos, cuya trascendencia en las cuestiones bioestratigráficas es claramente mayor. En este capítulo sintetizaremos en la medida de lo posible las publicaciones europeas referidas a braquiópodos del Jurásico Inferior, exponiendo con algo más de detalle los trabajos españoles relacionados con la Cordillera Ibérica.

Aunque las primeras figuraciones de braquiópodos mesozoicos se remontan a la segunda mitad del siglo XVI (GESNER, 1565; BAUHIN, 1598), en España la primera referencia conocida acerca de los braquiópodos de esta edad no aparece hasta el siglo XVIII. Fue TORRUBIA (1754) quien en su “Aparato para la Historia Natural Española” agrupa y figura diversas especies de rinconélidos, terebratulidos y espiriferidos bajo el nombre genérico de “ditomas”. Entre los rinconélidos, se han reconocido (GARCÍA JORAL & GOY, 1998) *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR, 1931), *Rhynchonelloidea goyi* GARCÍA JORAL, 1983, *Soaresirhynchia bouchardi* (DAVIDSON,

1852), *Tetrahynchia paucicostatae* (CASTELL *et al.*, 1956) y *Pseudogibbirhynchia jurensis* (QUENSTEDT, 1858).

En Europa, la primera mitad del siglo XIX está marcada por los grandes trabajos de recopilación de fósiles de invertebrados realizados por los naturalistas de la época. Es el caso de SOWERBY (1812, 1845), SCHLOTHEIM (1813), LAMARCK (1819), ZIETEN (1830), VON BUCH (1835, 1838) y d'ORBIGNY (1847-1850), entre otros.

Casi cien años después del trabajo de Torrubia, VERNEUIL & COLLOMB (1852) incluyen un listado sobre especies fósiles jurásicas encontradas en las provincias de Cuenca, Valencia, Aragón y Castilla en su trabajo sobre las características geológicas de algunas regiones españolas. En el estudio de HAIME (1855) sobre el Jurásico de la isla de Mallorca (Baleares) también se encuentran algunas citas de rinconélidos.

Las investigaciones para la Comisión del Mapa Geológico de España, iniciados en 1849 bajo el reinado de Isabel II con la finalidad de desarrollar la minería y geología del país y realizar un primer esbozo de mapa geológico del territorio español, tuvieron como resultado la caracterización de diversos “terrenos” geológicos. Destacan los trabajos realizados en Teruel (VILANOVA, 1863; CORTÁZAR, 1885; CALVO, 1893), Zaragoza (DONAYRE, 1874; PALACIOS, 1879, 1890, 1892), Guadalajara (CASTEL, 1881), Navarra (MALLADA, 1882), Valencia (CORTÁZAR & PATO, 1882), Baleares (HERMITE, 1888) y Burgos (SÁNCHEZ LOZANO, 1894). En estas descripciones se incluían referencias a los rinconélidos del Jurásico Inferior (“*Rhynchonella*” *variabilis*, “*Rh*”. *tetraedra*, “*Rh*”. *meridionalis*, “*Rh*”. *quadriplicata*, “*Rh*”. *furcellata*, “*Rh*”. *rimosa*, “*Rh*”. *varians*...), pero nunca figuraciones ni descripciones de las especies.

En esta segunda mitad del siglo XIX destacan los trabajos de DAVIDSON, quien entre 1851 y 1855 completa una monografía sobre braquiópodos del Reino Unido: la tercera parte del Volumen 1 (1851-52) se ocupa de los braquiópodos del Lías. En este trabajo se incluyen numerosas láminas con dibujos de calidad excepcional y se describe un gran número de géneros y especies, añadiendo su distribución estratigráfica.

Entre 1853 y 1857 PICTET publica un tratado de paleontología muy completo, con 110 láminas referidas a distintos grupos de invertebrados fósiles. En este atlas se incluyen dos láminas referidas a rinconélidos jurásicos de diversas procedencias.

DESLONGCHAMPS (1862-85) realiza una revisión exhaustiva de los braquiópodos jurásicos de Francia. En esta obra, de gran extensión, se modifica en parte la clasificación seguida por d'ORBIGNY y se presta una atención especial a los caracteres internos de los braquiópodos. Asimismo, también se describen especies españolas pertenecientes a la colección de DE VERNEUIL & COLLOMB. Cada descripción

específica aborda aspectos relacionados con las dimensiones de los ejemplares, la historia de la especie, su distribución estratigráfica y geográfica, la diagnosis original y la estructura interna.

En España, MALLADA (1875-91, 1892 y 1902) realiza las primeras descripciones en castellano de braquiópodos, tomando como referencia ejemplares españoles. En su "Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España" (1887) cita 26 especies de rinconélidos, de las que 18 son del Jurásico Inferior, figurando cinco de ellas: "*Rh*". *cynocephala*, "*Rh*". *bouchardi*, "*Rh*". *lycettii*, "*Rh*". *variabilis* y "*Rh*". *tetraedra*.

El estudio estratigráfico y paleontológico del Jurásico de Portugal llevado a cabo por CHOFFAT (1880) supuso un gran avance en el estudio de los braquiópodos en la Península Ibérica, ya que este autor define un "Lias à Facies Espagnol". Propone la separación del Lías de la región de Tomar del Lías del resto de Portugal basándose en la aparición de una serie de especies de braquiópodos, ammonites, bivalvos y equinodermos que considera características de esas facies.

El trabajo de DEREIMS (1898) constituye un hito en los estudios sobre bioestratigrafía de detalle en España. Este autor centró sus investigaciones en la zona del Bajo Aragón, realizando diversos cortes locales en los que distingue Sinemuriense, Charmoutiense y Toarciense y algunas zonas de ammonites. También recoge en forma de citas una gran cantidad de ammonites y braquiópodos y diferencia en el Jurásico de la Cordillera Ibérica lo que denominó *Chaîne Hesperique* (equivalente a la Rama Castellana) y *Chaîne Iberique* (equivalente a la Rama Aragonesa).

En el resto de Europa, otros trabajos que describen y figuran asociaciones de braquiópodos jurásicos referidas a localidades concretas son los de DAVIDSON (1884), PARONA & CANAVARI (1880), HAAS & PETRI (1882), BUCKMAN (1883, 1886), DI STEFANO (1884), DE GREGORIO (1886), ROTHPLETZ (1886) y BÖSE (1897), entre otros.

En España, la primera mitad del siglo XX está caracterizada por la escasez de trabajos relacionados con los braquiópodos, con la excepción de JIMÉNEZ DE CISNEROS (1904, 1918, 1920, 1927), quien publicó varios estudios sobre el Jurásico de Asturias, Alicante y Murcia y presentó extensas listas sobre braquiópodos del Lías medio, o de textos como el de BATALLER (1922), en el que se realiza un estudio paleontológico sobre braquiópodos del Lías de Tarragona. También destacan los trabajos de DUBAR (1925b), quien cita y describe braquiópodos, ammonites y bivalvos en su estudio sobre las especies fósiles recogidas en Prineos y Asturias, refiriéndolas además a los distintos pisos o zonas de ammonites ya definidos. DUBAR (1931) describe y figura numerosas especies de braquiópodos del Lías de Cataluña, estableciendo para cada

una de ellas sus diferencias y similitudes con otras especies de morfología externa semejante.

En el resto de Europa, la profusión de trabajos en este intervalo de tiempo es enorme. Destacamos algunos de ellos, como BUCKMAN (1901, 1910, 1918), UPTON (1905), MARTELLI (1906), DAL PIAZ (1907), CHOFFAT (1908, 1947), FLAMAND (1911), ROLLIER (1916-1919), DARESTE DE LA CHAVANNE (1920, 1930), DUBAR (1925a, 1942), LANQUINE (1929), MUIR-WOOD (1939) y CHARLES (1948, 1950).

Volviendo a España, en la última mitad del siglo XX la producción de trabajos sobre braquiópodos es muy notable, sobre todo en los últimos 25 años. En la década de los 50 se publica en nuestro país una obra de gran peso específico en la literatura de braquiópodos del Jurásico. Se trata del trabajo de BATALLER (1954), quien recopila todas las especies nuevas del Triásico y Jurásico español, citando faunas de ammonites, bivalvos y braquiópodos para el Lías. En este catálogo de las especies fósiles se incluyen las localidades de referencia del material, así como el nombre de los autores que habían citado estas especies con anterioridad. Asimismo, CASTELL *et al.* (1956) figuran numerosas especies en la memoria del Mapa Geológico de Maranchón, citando algunas nuevas y otras que se describen por primera vez en la cuenca. Por su parte, RIBA (1959), cita numerosas especies de rinconélidos del Jurásico Inferior en un estudio sobre la sierra de Albarracín. Además, propone un cuadro estratigráfico del Jurásico en el que relaciona las litologías encontradas con los distintos pisos y las zonas de ammonites identificadas. En el Jurásico de la isla de Mallorca, COLOM (1942) describió numerosos afloramientos de la Sierra Norte, estudiando su estratigrafía, paleontología y tectónica. Realizó también algunas consideraciones paleogeográficas a partir de braquiópodos, comparando el Lías de Mallorca con la Facies Española definida por CHOFFAT (1880) en Portugal.

Algunos autores alemanes y franceses publican en esta época trabajos sobre el Jurásico español con frecuentes referencias a su braquiofauna. Es el caso de MENSINK (1965), que estudió por primera vez el Jurásico de la Sierra de la Demanda estableciendo subzonas de ammonites y citando la presencia de braquiópodos en la cuenca, del mismo modo que BEHMEL & GEYER (1966) hicieron para la Sierra de Albarracín; BULARD & DELANCE (1968) emplearon la fauna de braquiópodos del Jurásico Inferior de la provincia de Lérida para establecer dataciones; DELANCE (1969) estudió los braquiópodos liásicos del noreste de España, introduciendo por primera vez el tratamiento estadístico de los datos biométricos para las faunas españolas; MOUTERDE (1971a y b) describió los dominios faunísticos de los braquiópodos del Jurásico Inferior de la Península, así como una treintena de especies de la sección de Obón, entre Teruel y Zaragoza; ROUSSELLE (1975) comparó los rinconélidos del noreste de España con los de Marruecos y Argelia, estableciendo hipótesis

paleogeográficas; FAURÉ (1984, 1987) trabajó en materiales del Jurásico Inferior de los Pirineos españoles realizando estudios bioestratigráficos y sedimentológicos; ALMÉRAS & FAURÉ (2000) estudiaron los braquiópodos del Jurásico Inferior de los Pirineos, aportando datos bioestratigráficos, paleobiogeográficos y paleoecológicos.

El último tercio del siglo XX ha supuesto una importante aportación de publicaciones de autoría española. Por ejemplo, los trabajos de GOY & ROBLES (1971) y COMAS-RENGIFO & GOY (1975) sobre diversos afloramientos del Jurásico Inferior de Guadalajara, en los que se incluyen descripciones bastante extensas de varias especies de rinconélidos; COMAS-RENGIFO & GOY (1978) describen el corte de Sierra Palomera (Teruel), citando numerosas especies de braquiópodos; GARCÍA JORAL (1981, 1983) y GARCÍA JORAL & GOY (1984) realizan diversos trabajos sobre braquiópodos del Jurásico Inferior de la Cordillera Ibérica, proponiendo una biozonación basada en este grupo (GOY *et al.*, 1984). Asimismo, entre las aportaciones más valiosas de esta época, debemos destacar tres tesis doctorales que han marcado un hito en el estudio del Jurásico Inferior de la Cordillera Ibérica (GOY, 1974a y b; COMAS-RENGIFO, 1982; GARCÍA JORAL, 1986).

Otras publicaciones de indudable interés referidas al ámbito de esta cuenca son las de GOY *et al.* (1976, 1997), GÓMEZ & GOY (1979, 1981, 1997a, 1997b, 1998, 1999, 2000), COMAS-RENGIFO *et al.* (1985, 1988, 1999) y COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988), relacionadas fundamentalmente con el estudio de las unidades litoestratigráficas en diferentes secciones de la Cordillera Ibérica y su organización en secuencias deposicionales. En relación a trabajos españoles sobre braquiópodos del Jurásico Inferior, podemos destacar los de CALZADA (1979, 1983, 1984), CALZADA & URQUIOLA (1997), IÑESTA (1988, 1999), GARCÍA JORAL *et al.* (1990) y GARCÍA JORAL & GOY (1998, 2000<sup>1</sup>), en los que en términos generales se abordan aspectos descriptivos, de catalogación o bioestratigráficos.

Por lo que se refiere al resto de Europa, la segunda mitad del siglo XX supone la elaboración de nuevos tratados de paleontología entre los que podemos destacar el de MOORE (1965 en la parte concerniente a braquiópodos), una obra clásica angloamericana que recoge los géneros de braquiópodos conocidos hasta el momento, exponiendo sus caracteres morfológicos distintivos y estableciendo una ordenación sistemática. Asimismo, en esta época se publican numerosos trabajos sobre diversos aspectos relacionados con los braquiópodos del Jurásico Inferior, no sólo de índole sistemática sino también bioestratigráficos, paleobiogeográficos, paleoecológicos y filogenéticos. Puesto que la bibliografía es muy extensa nos limitaremos a señalar algunos de los estudios más citados en los trabajos de síntesis. En Reino Unido: AGER (1956, 1958, 1959, 1962, 1965b, 1967a, 1994), AGER *et al.*,

<sup>1</sup> Además de los trabajos anteriormente mencionados realizados por estos autores.



(1972) y OWEN & ROSE (1997); en Francia: REVERT (1969, 1971), REVERT & TCHOUMATCHENKO (1973), DELANCE *et al.* (1982), ALMÉRAS & ELMÍ (1984, 1985, 1987, 1993), FAURÉ (1987), ALMÉRAS & FAURÉ (1990, 2000) y ALMÉRAS *et al.* (1991, 1997); en Bulgaria, TCHOUMATCHENKO (1989, 1990); en Hungría, VÖRÖS (1977, 1984, 1986, 1987, 1993a y b, 1994) y DULAI (1992, 1993); en la antigua Yugoslavia, SUČIĆ-PROTIĆ (1969, 1971, 1985) y GAKOVIC & TCHOUMATCHENKO (1994); en Austria, SIBLÍK (1967a y b, 1993); en Italia, BENIGNI (1978); en Grecia, MANCENÍDO (1993); en Rumania, GEORGESCU (1988, 1993); y en Rusia, PROSOROVSKAYA (1986, 1993). A estos trabajos europeos hay que añadir los realizados en África por autores franceses, mayoritariamente en la región del Atlas de Marruecos y en Argelia. Podemos destacar las precisiones bioestratigráficas y paleoecológicas realizadas en el Lías de las proximidades de Tiffrit, Argelia (ELMI *et al.*, 1985), los estudios paleobiogeográficos del Jurásico Inferior del Atlas Medio marroquí de ELMÍ *et al.* (1991) y la comparación entre la biozonación de Marruecos y la francesa para el Jurásico Inferior de ALMÉRAS (1993).

La primera década del siglo XXI es también especialmente prolífica en Europa. Son muy abundantes los trabajos de estratigrafía secuencial para las diversas cuencas del Jurásico Inferior, que aportan nuevos datos a la luz de los conocimientos actuales. En el ámbito paleontológico, el número de especies de rinconélidos descritas ha aumentado considerablemente en los últimos años; asimismo, su sistemática ha variado, lo que ha conducido a una revisión y actualización completa de los géneros en forma de un nuevo Tratado de Paleontología (*Treatise on Invertebrate Palaeontology*, KAESLER, 2002 en lo que concierne a rinconélidos) que sustituye a la edición anterior (MOORE, 1965). Los estudios realizados durante este decenio abordan problemáticas más amplias que las meramente bioestratigráficas o descriptivas. En este sentido, son destacables los trabajos sobre paleobiogeografía (VÖRÖS, 2001; ALMÉRAS & BECAUD, 2002; FAURÉ *et al.*, 2007), sobre paleoecología (DULAI, 2002; VÖRÖS, 2005), sobre taxonomía (MANCENÍDO & OWEN, 2001, 2002; SIBLÍK, 2002; DULAI, 2003; TOMASOVÝCH, 2006), sobre bioestratigrafía (DULAI, 2001; SIBLÍK, 2008; ELMÍ *et al.*, 2003; VÖRÖS *et al.*, 2003; ANDRADE, 2006; ALMÉRAS *et al.*, 2007; VÖRÖS & DULAI, 2007; VÖRÖS, 2009; ALMÉRAS *et al.*, 2010) y sobre paleoclimatología (HESSELBO *et al.*, 2007), entre otros.

En nuestro país, las publicaciones siguen la misma tendencia al alza que se observa en el resto de Europa. Además de trabajos sobre geología regional y evolución paleogeográfica de la cuenca Ibérica durante el Jurásico Inferior (GÓMEZ & GOY, 2002, 2004, 2005), en esta etapa se han realizado algunos estudios de síntesis sobre la Cordillera Ibérica (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2007, 2008), así como propuestas de secciones complementarias al estratotipo del Toarciense (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2010). Por lo que se refiere a estudios bioestratigráficos de braquiópodos del Jurásico Inferior en la Ibérica, podemos citar los trabajos de GARCÍA JORAL & GOY (2004) sobre

la caracterización de *Choffatirhynchia*, un nuevo género del Toarciense. Asimismo, las extinciones en masa del Toarciense Inferior y su relación con las variaciones climáticas también aparecen reflejadas en publicaciones recientes (GÓMEZ *et al.*, 2008, GÓMEZ & ARIAS, 2010 y GARCÍA JORAL *et al.*, 2011).

En un ámbito próximo a la Cordillera Ibérica también encontramos un buen número de publicaciones para este intervalo temporal, entre las que podemos destacar las de COMAS-RENGIFO *et al.* (2006, 2008), GARCÍA JORAL & GOY (2009, 2010) y COMAS-RENGIFO & GOY (2010) sobre aspectos bioestratigráficos y paleobiogeográficos de braquiópodos procedentes del Jurásico Inferior de la cuenca asturiana; o las de BAEZA-CARRATALÁ (2004, 2005), BAEZA-CARRATALÁ & TENT-MANCLÚS (2004) y BAEZA-CARRATALÁ *et al.* (2004, 2007), referidas fundamentalmente a revisiones sistemáticas de braquiópodos de las Cordilleras Béticas. Por último, recientemente se ha leído una Tesis Doctoral sobre esta temática: braquiópodos del Jurásico Inferior y Medio en el Subbético Oriental (BAEZA-CARRATALÁ, 2008).



### 3. METODOLOGÍA

---

La investigación realizada en esta Tesis Doctoral ha sido desarrollada en varias etapas, no necesariamente sucesivas, con el fin de obtener la información más completa posible sobre los rinconélidos del Pliensbachiense y alcanzar los objetivos propuestos. En algunas ocasiones se simultanearon los trabajos de laboratorio con los de gabinete, así como con campañas de campo periódicas destinadas a la obtención del material fósil y a la realización de observaciones complementarias de las secciones estratigráficas.

En síntesis, la realización de este trabajo ha requerido el concurso de las siguientes fases, usuales por otra parte en cualquier estudio científico de índole paleontológica:

- Trabajo de campo, cuya finalidad estriba en el muestreo sistemático de rinconélidos para completar aquellas secciones estratigráficas seleccionadas que contaban con poco material.
- Trabajo de laboratorio, dirigido a la preparación de los fósiles obtenidos. Estos trabajos han sido muy variados, desde limpieza, siglado y medición de los ejemplares hasta realización de secciones seriadas y fotografías a la lupa binocular.

- Trabajo de gabinete, consistente en la recopilación y revisión bibliográfica (regional, estratigráfica, paleontológica, etc.), descripción y determinación de los rinconélidos e interpretación y discusión de los datos obtenidos.

#### 3.1 TRABAJO DE CAMPO

Ya se ha comentado que las secciones estratigráficas sobre las que se establece el estudio en el que se basa este trabajo han sido estudiadas con anterioridad. En concreto, secciones del Pliensbachense de la Cordillera Ibérica tales como Castrovido, Préjano, Muro de Aguas, Almonacid de la Cuba, La Ventosa del Ducado, Renales, Turmiel y Sierra Palomera (La Rambla de Salto) fueron descritas por COMAS-RENGIFO (1982) con motivo de la realización de su Tesis Doctoral. Asimismo, la sección de Talveila, también integrada en la Cordillera Ibérica, fue descrita por COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988) y la de Castrovido, en otra sección paralela, fue estudiada por COMAS-RENGIFO *et al.* en el mismo año. Por tanto, no ha sido necesario el levantamiento de estas series estratigráficas. No obstante, y aunque se contaba con algunos ejemplares de rinconélidos procedentes de campañas de campo anteriores al inicio de esta Tesis Doctoral, se han visitado todos los afloramientos con objeto de completar el muestreo de braquiópodos capa a capa y de realizar observaciones de campo.

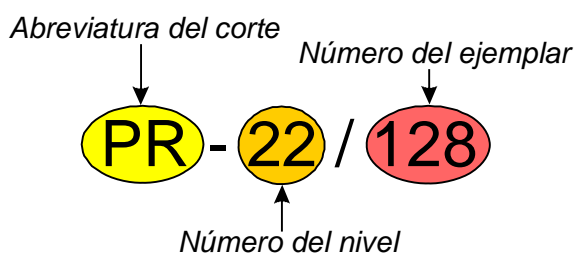
La elección de las secciones obedece a tres criterios: en primer lugar, todas las series estudiadas ofrecen, en general, un buen control bioestratigráfico establecido a partir de las sucesiones de ammonoideos; en segundo lugar, algunas de ellas (por ejemplo, Préjano, Almonacid de la Cuba 1, Castrovido y Sierra Palomera) contienen un registro muy abundante de rinconélidos en los materiales del Pliensbachense; por último, las diez secciones escogidas se distribuyen en tres sectores de la Cordillera Ibérica (Rama Castellana, Rama Aragonesa y Sector Septentrional) que nos permitirán caracterizar las asociaciones de rinconélidos en estos ámbitos geográficos, considerando que secciones como Préjano y Muro de Aguas presentan facies próximas a las de la Cordillera Cantábrica, mientras que en las restantes se encuentran facies similares a las del resto de la Cordillera Ibérica.

#### 3.2 TRABAJO DE LABORATORIO

##### Limpieza y siglado

Tras la recogida del material en el campo se procedió a la limpieza y siglado de los ejemplares. Como ya se ha indicado, las campañas de campo se fueron sucediendo a lo largo del tiempo, por lo que el trabajo de preparación de los fósiles tuvo lugar a medida que se disponía de nuevos ejemplares.

Todos los ejemplares estudiados se pueden reconocer mediante una sigla característica que indica, de izquierda a derecha, la localidad en la que se ha recogido el ejemplar, la capa de la que procede y un número de orden correlativo que identifica en todo momento a cualquier braquiópodo dentro de un mismo nivel. Por ejemplo, la sigla PR-22/128 indica que el ejemplar procede del corte de Préjano (situado en el Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica), nivel 22 y que, al menos, existen 128 ejemplares en dicho nivel. En ocasiones, debido al pequeño tamaño de algunos de los ejemplares, ha sido imposible referenciarlos con la sigla de la sección estratigráfica y del nivel, de manera que se identifican mediante el número de orden y se colocan en bolsitas en las que se anotan los restantes datos.



Dado que es fundamental que el siglado sea un procedimiento con carácter permanente, todas las siglas se han cubierto con una capa de acetato de polivinilo, sustancia transparente y soluble en agua. Su nombre comercial es Mowilith D-S5.

#### Medición de los ejemplares

Una vez siglados todos los ejemplares se procedió a medirlos para realizar una descripción cuantitativa de sus caracteres morfológicos. Como se explicará más adelante, se eligieron una serie de caracteres que pudieran representar de forma eficaz y precisa la morfología de las conchas de los rinconélidos. Los caracteres dimensionales sobre los que se basa el estudio biométrico se pueden ver en la figura 1.






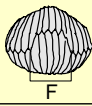


L	Longitud de la valva ventral		EV	Espesor de la valva ventral	
LD	Longitud de la valva dorsal		ED	Espesor de la valva dorsal	
A	Anchura de la concha		F	Anchura del pliegue frontal medida entre los flancos	
E	Espesor de la concha		H	Altura del pliegue	

Figura 1. Caracteres dimensionales utilizados en el estudio biométrico de los rinconélidos.

Debido a su buen estado de conservación, estas medidas se han efectuado sobre un total de 2.506 ejemplares (de los 3.615 que componen el material objeto de estudio en esta Tesis Doctoral) empleando un calibre digital Mitutoyo 500. Asimismo, se ha realizado un recuento del número de costillas de la valva dorsal y del pliegue en todos los casos en los que ha sido posible. Considerando los datos de los caracteres biométricos y el conteo del número de costillas, la cifra total de medidas obtenidas supera las 25.000. Todo el material estudiado se encuentra depositado en el Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid. En el Anexo I se recoge la relación de los ejemplares, con indicación de la sigla de la sección estratigráfica de procedencia, el número de nivel y el número de orden de cada individuo dentro de ese nivel.

#### Secciones seriadas

El estudio de la morfología interna de los braquiópodos se ha realizado mediante la técnica tradicional de secciones seriadas orientadas. Existen numerosos trabajos que se ocupan de la descripción de los métodos de estudio en braquiópodos según este procedimiento (WISNIEWSKA, 1932; MUIR-WOOD, 1934, 1955; ALMÉRAS, 1964; AGER, 1965a; ROUSSELLE, 1965; WILLIAMS, 1965; SANDY, 1986, 1989; COLÁS, 2008), etc. La problemática derivada de esta metodología (por ejemplo, el hecho de que la aparición de las estructuras internas dependa en gran medida de la orientación del plano sobre el que se realiza la sección) ha sido recientemente discutida por MANCENIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010).

Las secciones se inician en la región umbonal de la concha, a partir del ápice de la valva ventral, y van progresando hacia la parte anterior siguiendo un plano perpendicular al de simetría. Para realizarlas, se incluye el ejemplar en un material englobante que no ofrezca demasiada resistencia al pulido, normalmente una escayola de grano muy fino (Moldurex) que evita en gran medida la formación de burbujas al fraguar. Esta pastilla se va desbastando poco a poco con la ayuda de un abrasivo en polvo, en este caso carborundo 600, puesto que este tamaño de grano permite controlar con cierta precisión el espesor que se va eliminando; el acabado final se consigue con un pulido realizado con un tamaño de grano menor (carborundo 1000). De cada sección se realiza una réplica en acetato (*peel* en la literatura de habla inglesa), que consiste principalmente en atacar la superficie pulida con una disolución muy poco concentrada de ClH (generalmente al 10%) durante 10 segundos; a continuación, se cubre con acetona la superficie atacada y se adhiere a ella un trozo de acetato (figura 2). Como las estructuras internas que se conservan en los braquiópodos fósiles son de naturaleza carbonática, reaccionan con el ClH, siendo atacadas por el ácido. La impronta de este ataque queda reflejada en el acetato al aplicarlo sobre una superficie impregnada de acetona. De este modo se consigue

plasmar la estructura interna de la concha y su relleno sedimentario. Estas secciones seriadas obtenidas sobre papel de acetato se colocan entre dos portaobjetos que se sellan a continuación y se observan a la lupa binocular. En cada portaobjetos se anota el ejemplar al que corresponde el corte y el número de sección realizada. La numeración se corresponde con una ficha en la que se anotan las distancias a las que se realizan las diferentes secciones. A medida que se pule la sección, se observan con una lupa binocular las estructuras internas que van apareciendo, para de esta manera decidir si es necesario continuar el pulido, y se va midiendo con un calibre lo que se va desbastando.

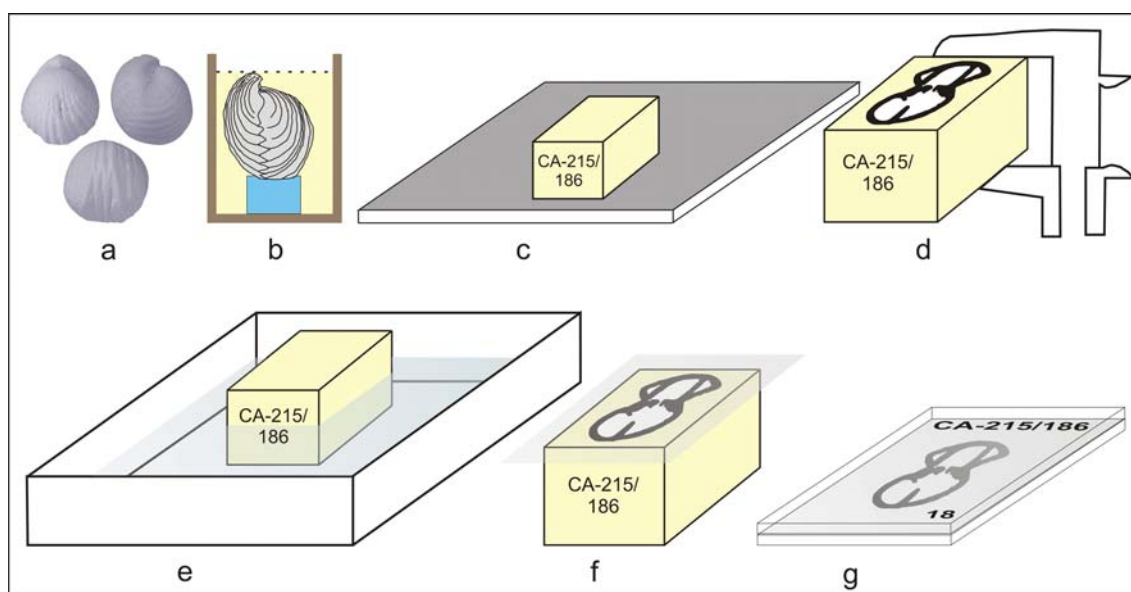


Figura 2. Esquema de la obtención de *peels* de acetato para el estudio de los caracteres internos de los rinconélidos a partir de secciones seriadas. a) *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852), ejemplar CA-215/186; b) sujeción del ejemplar orientado sobre una base de plastilina, colocación de una empalizada y relleno con escayola; c) pulido con carborundo; d) toma de medidas con el calibre; e) inmersión en una disolución de CIH; f) colocación del acetato sobre la superficie del rinconélido, previa aplicación con un pincel de una capa de acetona; g) obtención del *peel*. Modificado de COLÁS (2008).

Para la realización de las secciones seriadas se han seleccionado ejemplares adultos con morfologías externas típicas dentro de la especie considerada, con la finalidad de que se ajusten lo máximo posible a las formas más frecuentes (figura 3). De esta manera se tiende a eliminar el sesgo potencial que se introduciría en el estudio de los caracteres internos si se eligiesen ejemplares con morfologías muy extremas dentro de una distribución normal. Por otra parte, debemos considerar que el aspecto de un carácter interno, restringido a una única observación, carece de valor frente a la sucesión de los diferentes aspectos de ese mismo carácter en el espacio. Esto hace imprescindible el seguimiento, corte a corte, de la variación de los caracteres internos. Cabe destacar que, tal y como se procede habitualmente, en todas las figuras de este trabajo referidas a las secciones seriadas los números situados en la parte inferior



derecha de cada sección representan la distancia, expresada en mm, desde el ápice de la concha.

En el Anexo I se recoge la relación de ejemplares seccionados en este trabajo para el estudio de su morfología interna.

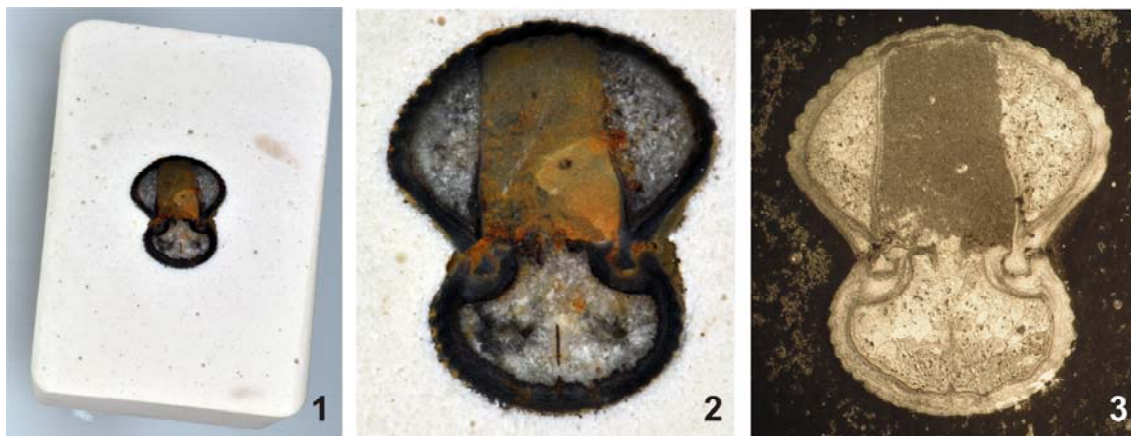


Figura 3. *G. curviceps* (CA-215/186). 1) Ejemplar incluido en el taco de escayola sobre el que se efectúa el pulido con carborundo; 2) fotografía de detalle; 3) fotografía a la lupa binocular del correspondiente *peel* de acetato.

#### Observación a la lupa y fotografiado

El estudio de las secciones seriadas se realiza bajo lupa binocular. Con la ayuda de una cámara clara se van dibujando las distintas secciones y, posteriormente, se traslada al papel la sucesión de las estructuras internas. En este trabajo se ha empleado una lupa binocular Olympus SZX9 y una cámara digital Olympus C-5050 de 5 megapíxeles conectada a la lupa. La alta resolución de la fotografía digital permite una observación excelente de las secciones seriadas, así como una reproducción de muy buena calidad que disminuye el error que producen las interpretaciones subjetivas. Por esta razón y con el objetivo de ilustrar con mayor resolución detalles de la morfología interna (collar peduncular, morfología de dientes y fosetas, aspecto del septalio o terminaciones de las cruras, por ejemplo), se han fotografiado secciones seriadas de algunos ejemplares. La recuperación y el tratamiento de las imágenes mediante programas informáticos adecuados han permitido poner de manifiesto rasgos y/o elementos interesantes desde el punto de vista de la caracterización de las distintas especies.

El fotografiado de la morfología externa de los ejemplares mejor conservados y considerados más representativos ha sido realizado por un técnico del Departamento de Paleontología de la UCM. Las fotografías de detalle empleadas en el capítulo 8 en el apartado referente a la conservación del material se han realizado bajo lupa binocular con la ayuda de la cámara digital anteriormente mencionada.

### 3.3 TRABAJO DE GABINETE

En esta etapa se han llevado a cabo actividades tan diversas como la revisión de la bibliografía existente acerca del tema de estudio, la descripción y determinación de los fósiles y la integración, interpretación y discusión de los datos obtenidos. Los análisis multivariantes se han realizado con ayuda de los paquetes estadísticos GenStat y Minitab 16.

Las descripciones taxonómicas realizadas en este trabajo incluyen sinonimia, diagnosis original si se conoce, ejemplar tipo, número de ejemplares estudiados y medidos por secciones, dimensiones medias de los ejemplares de cada especie (siempre que se hayan podido calcular), descripción de los caracteres externos, descripción de los caracteres internos, variabilidad intraespecífica, discusión, distribución geográfica y estratigráfica.

La figura 4 sintetiza la metodología de trabajo expuesta hasta aquí.

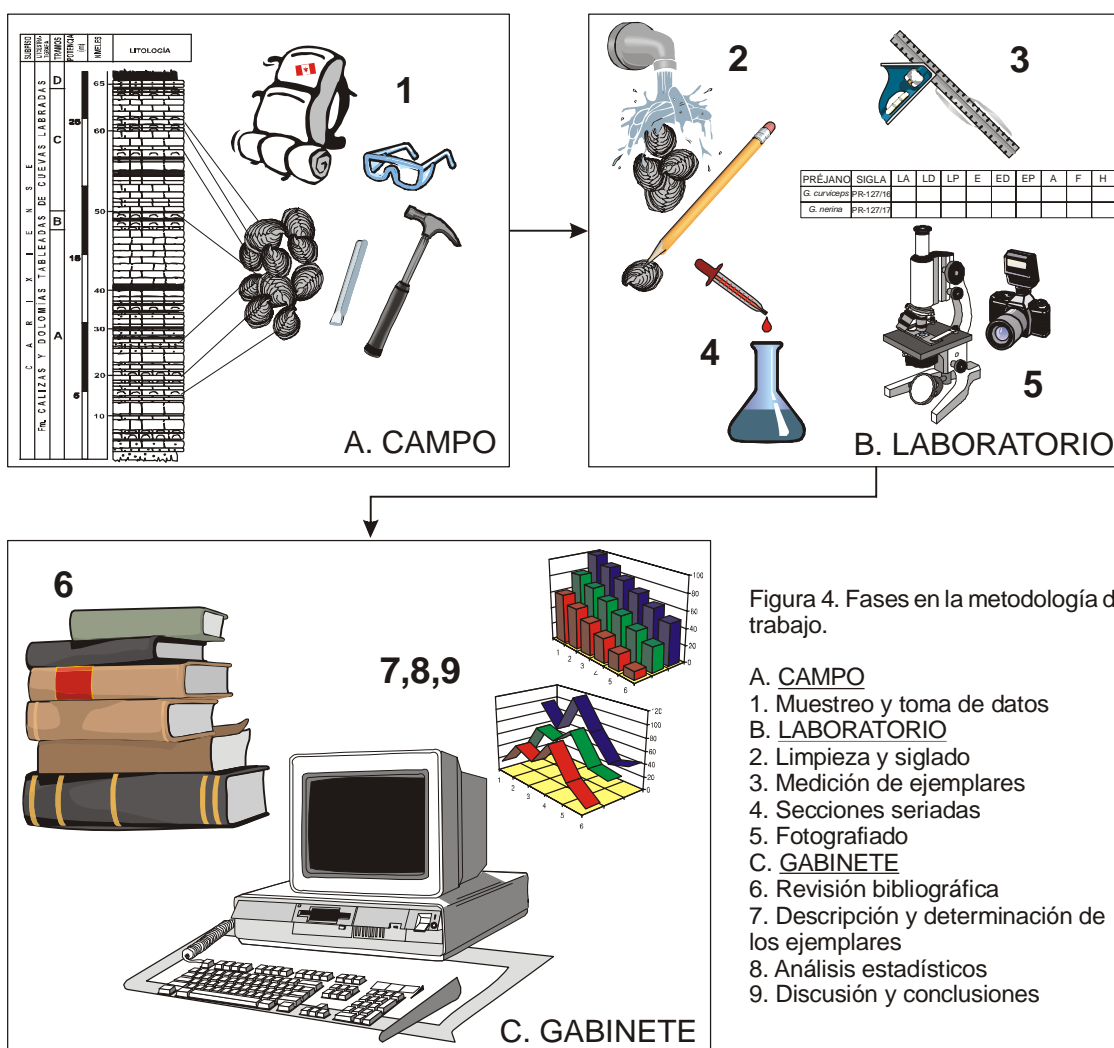


Figura 4. Fases en la metodología de trabajo.

- A. CAMPO**  
 1. Muestreo y toma de datos
- B. LABORATORIO**  
 2. Limpieza y siglado  
 3. Medición de ejemplares  
 4. Secciones seriadas  
 5. Fotografiado
- C. GABINETE**  
 6. Revisión bibliográfica  
 7. Descripción y determinación de los ejemplares  
 8. Análisis estadísticos  
 9. Discusión y conclusiones



## 4. CONTEXTO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

---

### 4.1 INTRODUCCIÓN

En España, los materiales del Pliensbachiense ocupan una gran extensión, como se puede observar en la figura 5. El estudio de los rinconélidos realizado en la presente Tesis Doctoral se circunscribe exclusivamente a la Cordillera Ibérica y, en concreto, a diez afloramientos procedentes de un área que comprende las provincias de Burgos, Guadalajara, Zaragoza, Teruel, Logroño y Soria.

Las secciones estudiadas (figura 6) se distribuyen de la siguiente manera en el contexto de la Cordillera Ibérica: en la Rama Castellana y dentro de la provincia de Guadalajara, La Ventosa del Ducado, Renales y Turmiel; en la Rama Aragonesa, Almonacid de la Cuba 1 y 2 (Zaragoza) y Sierra Palomera (Teruel); por último, en el Sector Septentrional, Castrovido (Burgos), Talveila (Soria), y Préjano y Muro de Aguas (Logroño).

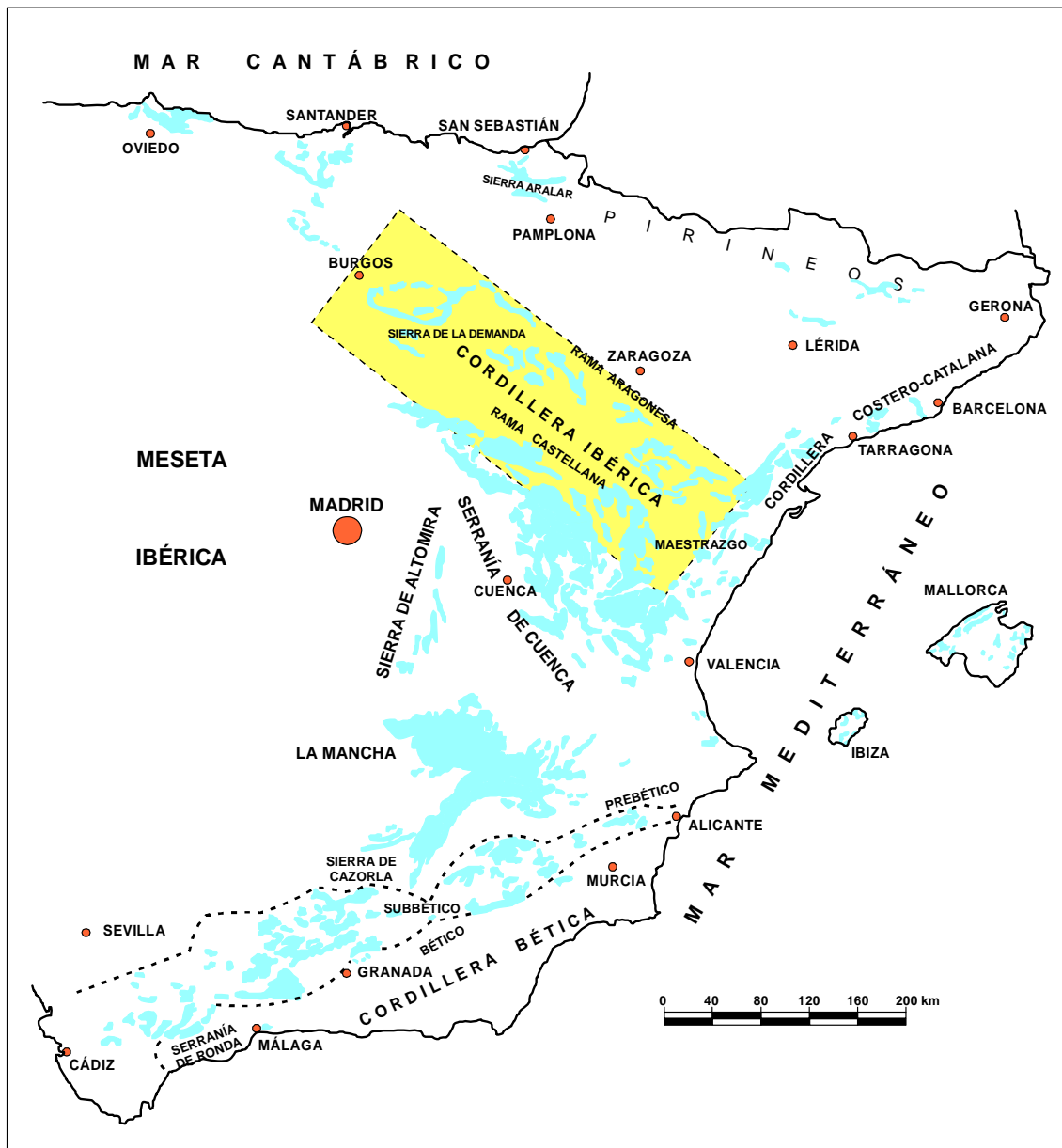


Figura 5. Extensión geográfica de los afloramientos del Pliensbachense en España. En el recuadro se indica la posición de la cordillera en la que se incluyen las secciones estudiadas. Modificado de COMAS-RENGIFO (1982).

## 4.2 LA CORDILLERA IBÉRICA

La Cordillera Ibérica es una unidad estructural situada entre la Depresión del Ebro y la Meseta en dirección NO-SE. Se extiende desde el NE de la provincia de Burgos hasta el golfo de Valencia con una longitud estimada en más de 400 km y una anchura máxima de 200 km. La mitad septentrional de la Cordillera está constituida por tres sistemas montañosos bien diferenciados: la Sierra de la Demanda (2.033 m), los Picos de Urbión (2.235 m) y Sierra Cebollera (2.146 m) y las Sierras de Alba, Toranzo,



CALDERÓN, 1885), fue LOTZE (1929) quien estableció una división basada en criterios morfológicos y estructurales. Este autor denominó Montañas Celtibéricas a toda la Cordillera Ibérica, considerándola a su vez subdividida en tres cordilleras: Cordillera Ibérica oriental, Cordillera Ibérica occidental (en la actualidad se considera que ambas constituyen la Rama Aragonesa) y Cordillera Hespérica (actual Rama Castellana).

El río Jalón interrumpe el trazado de esta cordillera dando lugar a dos alineaciones: una septentrional, denominada Rama Aragonesa, que transcurre paralelamente al río Ebro y termina en el Maestrazgo, y otra más meridional, la Rama Castellana, que bordea la Meseta y finaliza en la Serranía de Cuenca. Entre ambas ramas se extiende la depresión longitudinal ibérica, también llamada Corredor de Calatayud-Teruel, con un recorrido de unos 200 km.

En su extremo septentrional, la Cordillera Ibérica (figuras 6 y 7) comprende las sierras de la Demanda y Cameros que, junto con las sierras de Urbión y de Cebollera más al S, conforman la unidad estructural de Cameros-Demanda, en la que predominan las directrices E-O. Los materiales paleozoicos son predominantes en la Sierra de la Demanda, mientras que en Cameros aflora sobre todo el Jurásico Superior y el Cretácico. Hacia el SE se sitúan las sierras del Moncayo, de La Virgen y de Cucalón, que constituyen la Rama Aragonesa, encontrándose las series paleozoicas más completas de toda la cadena en los núcleos de casi todas las estructuras que componen este sector. Los materiales mesozoicos afloran en orlas alrededor de estos núcleos. La Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica está separada de la Castellana por la cuenca terciaria de Almazán. Esta Rama Castellana está constituida por la Serranía de Cuenca y las sierras de Tragacete y Albarracín, en las que se observa un claro predominio de los sedimentos mesozoicos.

El Paleozoico sólo aflora en los núcleos de anticlinales (como los de Atienza o Riba de Santiuste), o a favor de fallas inversas, como en las sierras de Aragoncillo, Menera o Albarracín. Hacia la parte occidental de la Serranía de Cuenca, las directrices toman una orientación N-S progresiva desde la Sierra de Bascuñana hasta la Sierra de Altomira. Esta última sierra divide la Cuenca terciaria del Tajo en dos partes, la Cuenca de Madrid y la de Loranca o Intermedia, mediante un estrecho cinturón de deformación (SOPEÑA & DE VICENTE, 2004).

La zona sureste de la Rama Castellana, también denominada Sector Levantino, se extiende desde el N del tramo medio del río Júcar hasta el este del Maestrazgo, según una línea subparalela a la costa. Los materiales que afloran en este sector son sobre todo mesozoicos, aunque es frecuente que estén interrumpidos por sedimentos terciarios o cuaternarios.

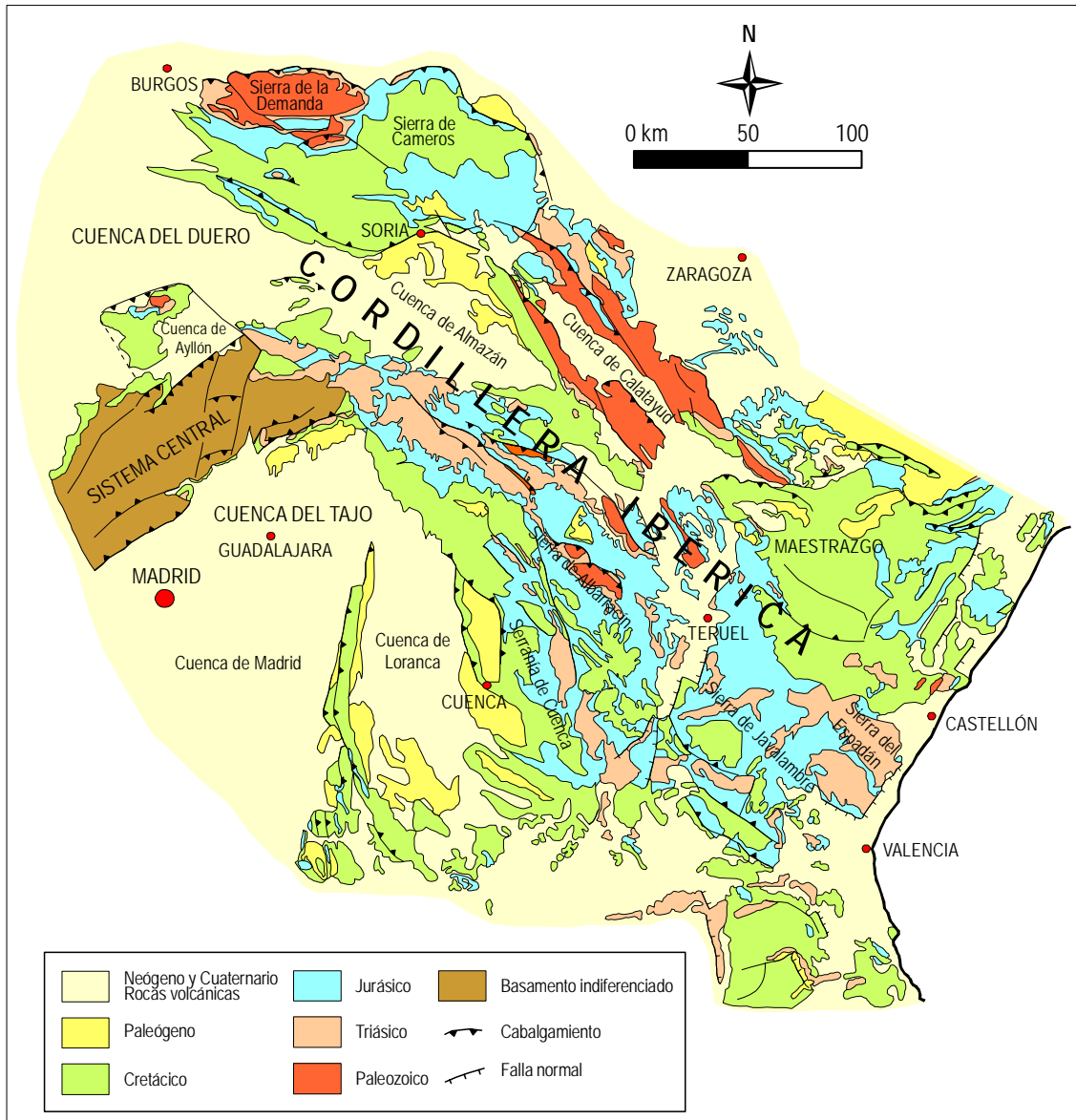


Figura 7. Esquema geológico de la Cordillera Ibérica. Modificado de SOPEÑA & DE VICENTE (2004).

Desde el punto de vista geológico, la Cordillera Ibérica es una estructura alpina ubicada en el antepaís de los Pirineos y de la Cordillera Bética y situada en la placa ibérica. Su estructura está constituida por un basamento hercínico de materiales pérmicos y triásicos, y una cobertera formada por materiales jurásicos, cretácicos y terciarios. Basamento y cobertera están separados por un nivel de despegue correspondiente a los materiales del Triásico Medio y Superior (JULIVERT *et al.*, 1972-74; GUIMERA & ÁLVARO, 1990; CANEROT, 1991). Una característica esencial de esta cordillera es la presencia de una potente serie sedimentaria del Pérmico Superior y sobre todo del Mesozoico (SOPEÑA & DE VICENTE, 2004). Según estos autores, en ella pueden distinguirse un basamento pre-Pérmico, que acomoda una importante deformación cenozoica y los niveles de despegue más profundos, un tegumento hasta



las margas yesíferas del Keuper y una cobertera post-Noriense. En conjunto, el grado de deformación es moderado, con una esquistosidad alpina muy escasa (CASAS & GIL-IMAZ, 1995) y apenas metamorfismo.

En la Cordillera Ibérica, la acumulación de sedimentos pérmicos y mesozoicos está condicionada por episodios sucesivos de tectónica extensional que se relacionan con la expansión del Tethys hacia occidente, así como con la apertura del Atlántico Norte, lo que condujo al establecimiento de un sistema de *rifts* mesozoicos. Los dos momentos de mayor actividad de la extensión tuvieron lugar durante el Pérmico-Triásico Inferior y durante el Jurásico Superior-Cretácico Inferior (ÁLVARO, 1987; SÁNCHEZ-MOYA *et al.*, 1992; SALAS & CASAS, 1993; VAN WEES *et al.*, 2002).

En la primera fase de *rifting* se produjo una distensión a escala regional generada por el inicio del *rifting* Ártico-Atlántico. Esta etapa constituye un momento de subsidencia relativamente alta en la que durante el Triásico se depositaron importantes espesores de sedimentos de origen fluvial (facies *Buntsandstein*), así como de origen marino y evaporítico (facies *Muschelkalk*). En el Triásico Superior tuvo lugar la sedimentación evaporítica de las facies *Keuper* en un contexto de subsidencia atenuada (SÁNCHEZ-MOYA & SOPEÑA, 2004).

La primera etapa de *post-rifting* se inició en el Triásico Superior (Noriense) y se desarrolló durante el Jurásico Inferior y el Jurásico Medio. En este intervalo temporal tuvo lugar una activa sedimentación de carbonatos que se depositaron en un sistema de plataformas someras. Entre los carbonatos se intercalan tramos margosos y potentes unidades evaporíticas en su parte basal, o sus equivalentes disueltos y colapsados. La geometría y evolución de estas plataformas que constituyeron el límite occidental del Tethys estuvieron controladas por la actividad de fallas sinsedimentarias, desarrolladas dentro de una cuenca intraplaca, que tuvo una actividad magmática de cierta importancia (GÓMEZ & GOY, 2004).

La segunda fase de *rifting* se extiende desde el Oxfordiense terminal hasta el Albiense medio. Durante esta etapa se produjo la destrucción progresiva de las plataformas carbonáticas del Jurásico Superior y el desarrollo de un sistema de cuencas de elevada subsidencia. El comienzo del *rifting* coincide con un ascenso del nivel del mar asociado a depósitos de rampas carbonáticas. El momento de máxima subsidencia coincide con el tránsito Jurásico Superior-Cretácico Inferior, con depósitos continentales o marinos muy someros. La reactivación del *rifting* durante el Cretácico terminal y las sucesivas transgresiones del Tethys dieron lugar a una sedimentación de carácter litoral (MAS & GARCÍA, 2004).

La segunda etapa de *post-rifting* comenzó en el Cretácico Inferior (Albiense) y se desarrolló durante el Cretácico Superior. Su evolución es en parte similar a la de la primera fase de *post-rifting*, ya que el mar se extendió por toda la cuenca dando lugar a plataformas carbonáticas muy amplias. Sin embargo, el marco paleogeográfico en el que se desarrolla esta etapa es algo diferente y por esta razón las plataformas muestran algunas peculiaridades ambientales y paleogeográficas. Durante el Cretácico Superior tiene lugar el mayor ascenso del nivel del mar de todo el Mesozoico, de manera que las plataformas marinas superan los límites a los que llegaron las plataformas jurásicas, descansando sobre materiales del Triásico y del Macizo Hespérico y alcanzando hacia el oeste posiciones muy alejadas de la Cordillera Ibérica (GARCÍA *et al.*, 2004).

La tectónica que afecta al basamento lo hace en forma de fallas con una dirección NO-SE. Este sistema de fracturas también afecta a la Rama Aragonesa y parece estar asociado a flexiones del zócalo; en la Rama Castellana, sin embargo, no se observa una dirección preferente de fracturación (ÁLVARO *et al.*, 1979; GUIMERÀ & ÁLVARO, 1990).

La estructura general de la Rama Castellana es la de un anticlinal orientado NO-SE con una anchura de entre 60 km al NE y 100 km hacia el SE que contiene numerosos pliegues y cabalgamientos de escala kilométrica y también de orientación NO-SE. Estas estructuras afectan tanto al zócalo y a la cobertera, como solamente a la cobertera (GUIMERÀ *et al.*, 2004). De igual modo, la Rama Aragonesa presenta una estructura interna que incluye pliegues y cabalgamientos que involucran, por una parte, al zócalo y la cobertera mesozoica y terciaria y, por otra, sólo a la cobertera (GUIMERÀ, 2004).

La evolución tectónica de la Cordillera Ibérica está condicionada por la deformación de la placa ibérica, deformación controlada a su vez por los movimientos de rotación de la placa africana y de la placa europea (SOUQUET & MEDIAVILLA, 1976; OLIVET, 1978; MALOD, 1982; UCHUPI, 1988; ZIEGLER, 1988). En la Cordillera Ibérica no se conoce con certeza en qué momento se inició la deformación, aunque se han reconocido estructuras que podían ser contemporáneas con el Oligoceno inferior y que proseguirían su deformación hasta el Oligoceno superior o el Mioceno basal.

La Cordillera Ibérica ha sido considerada como una cadena de doble vergencia (STILLE, 1931); por su carácter intracontinental fue incluida dentro del grupo de aulacógenos *sensu* Shatski (KHAIN & MURATOV, 1968); como una cadena de tipo intermedio (JULIVERT *et al.*, 1972-74), y como un aulacógeno *sensu* HOFFMAN *et al.* (1974) por ÁLVARO *et al.* (1979). Este aulacógeno sería una estructura de tipo *rift* creada durante el estiramiento producido en el Triásico. Durante este episodio se

distinguen cinco etapas de desarrollo: la etapa pregraben, que se inicia en el Triásico; la etapa graben, que también tuvo lugar en el Triásico, en la que se reactivan las fallas tardihercínicas de dirección NO-SO; la etapa de transición, con cambio en la subsidencia acompañado de un fuerte magmatismo; la etapa de flexura, producida durante el Jurásico-Cretácico, en la que tienen lugar los movimientos neociméricos y áustricos, y una última etapa de tectogénesis y sedimentación molásica.

Para CANEROT (1979, 1991) la estructura de esta cordillera es el resultado de la deformación alpina del basamento que ha sufrido una fracturación en dos direcciones dominantes. Distingue tres etapas en su formación: una primera que tiene lugar entre el Pérmico y el Eoceno y en la que se desarrolla la sedimentación carbonática (Jurásico Inferior, Oxfordiense-Kimmeridgiense, Cenomaniense-Senoniense inferior); una segunda etapa en la que se individualizan las tres áreas tectónicas (la occidental, con la Sierra de Altomira y la Serranía de Cuenca; la central, con el Maestrazgo, y una oriental que incluiría las Sierras de Albarracín y de Javalambre); y la última etapa, que tuvo lugar entre el Mioceno terminal y la actualidad, con desarrollo de una fase de fracturación en dos direcciones.

Por lo que se refiere a las características de la sedimentación jurásica, GOY & SUÁREZ-VEGA (1983) señalaron que la Cordillera Ibérica presenta ciertas semejanzas con el Pirineo oriental, Catalánides, Cordilleras Béticas septentrionales, SE de la Meseta y con los afloramientos orientales de Portugal al norte del río Tajo. Estas afinidades son debidas a la instalación de una extensa plataforma continental en una gran área del SO de Europa (ver capítulo 9 de paleobiogeografía). Durante el Jurásico, gran parte de lo que hoy corresponde a Europa meridional formó parte de una extensa plataforma marina, de tal manera que la Península Ibérica formaba una pequeña área emergida con un conjunto de bloques paleozoicos que funcionaban como pequeños islotes rodeados por una extensa área marina en la que se desarrollaron diversas cuencas sedimentarias. La Cuenca Ibérica constituyó una vasta llanura limitada paleogeográficamente por algunos de estos macizos emergidos (Macizo Ibérico, Macizo del Ebro, Macizo Catalán y Alto del Maestrazgo) y su formación coincide con la distensión tectónica que afectó a la parte oriental de Iberia (MELÉNDEZ, 1997). Durante todo el Jurásico la cuenca se fue compartimentando en diferentes bloques sobre los que se depositaron importantes sucesiones sedimentarias (calizas o dolomías y margas) debido al ambiente distensivo. Así pues, la sedimentación jurásica en la Cuenca Ibérica estuvo controlada por dos factores de distinta índole: un factor tectónico traducido en un hundimiento diferencial de bloques, y otro eustático, condicionado por los ascensos y descensos del nivel del mar.

### 4.3 UNIDADES LITOESTRATIGRÁFICAS

Los materiales del Jurásico Inferior de la Cordillera Ibérica han sido subdivididos en un conjunto de unidades formales de gran extensión lateral (GOY *et al.*, 1976; GÓMEZ & GOY, 1979, 1981, 1998, 1999, 2005). Asimismo, se han reconocido una serie de ciclos transgresivo-regresivos (GÓMEZ & GOY, 1997a, 2000, 2002, 2005). En la figura 8 se puede ver la distribución de las unidades litoestratigráficas y los ciclos reconocidos en el Sinemuriense y Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica.

DIVISIONES GEOCRONOLÓGICAS		CICLOS		CORDILLERA IBÉRICA	
		2º ORDEN 6-12 Ma	3º ORDEN 1-5 Ma	DEMANDA-CAMEROS	RAMA CASTELLANA Y RAMA ARAGONESA
PLIENSBACH.	Spinatum	T3	LJ3-1	Fm Barahona	Turmiel Fm Barahona
	Margaritatus			Fm Cerro del Pez	Fm Cerro del Pez
	Davoei	R2	LJ2-2	Fm Almonad de la Cuba	Fm Alm. de la Cuba
	Ibex				Fm Río Palomar
	Jamesoni				
SINEMURIENSE	Raricostatum	T2	LJ2-1	Fm Cuevas Labradas	Fm Cuevas Labradas
	Oxynotum				
	Obtusum				
	Turneri				
	Semicostatum	R1	LJ1-1	Fm Cortes de Tajuña	Fm Cortes de Tajuña
	Bucklandi				Fm Lécera

Figura 8. Distribución de unidades litoestratigráficas y ciclos reconocidos en el Sinemuriense y Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica. Modificado de GÓMEZ & GOY (2005).

Según GÓMEZ & GOY (2004), la fase regresiva (R1) del Ciclo LJ-1 está marcada por el depósito de la Formación Yesos, anhidritas y carbonatos de Lécera (GÓMEZ & GOY, 1997b, 1998, 1999), que corresponde a una potente unidad de evaporitas con intercalaciones de carbonatos que representa el equivalente lateral no disuelto de la Formación Carniolas de Cortes de Tajuña. Aunque, tal y como exponen RÍOS *et al.* (1981) y GÓMEZ (1991), sólo aflora en la parte NE de la Rama Aragonesa, esta formación tiene continuidad bajo las cuencas terciarias del Tajo y del Ebro (CASTILLO-HERRADOR, 1974; GÓMEZ & GOY, 1998). Se compone de yesos masivos y laminados intercalados con dolomías y calizas. A pesar de que hasta el momento no se han encontrado fósiles que permitan datar los materiales de la Fm Lécera en el área tipo, los datos que se conocen de las formaciones infra y suprayacentes permiten suponer que el límite Triásico-Jurásico se sitúa en dicha formación (CASTILLO-HERRADOR, 1974; PÉREZ-LÓPEZ *et al.*, 1996; BARRÓN *et al.*, 2001).

El equivalente de la Fm Lécera es la Fm Carniolas de Cortes de Tajuña, constituida por dolomías cristalinas, brechas carbonáticas y, ocasionalmente, por calizas. Esta

unidad está presente en la mayor parte de los afloramientos de la Cordillera Ibérica y su edad, establecida a partir de datos de palinomorfos (BARRÓN & GOY, 1994; GÓMEZ & GOY, 1998) es Hettangiense para la parte inferior.

El límite inferior del Ciclo LJ-2 es de edad Sinemuriense por correlación con los ciclos de segundo orden definidos en Europa central (GRACIANSKY *et al.*, 1998); el techo es Pliensbachense y se corresponde con el límite entre las cronozonas Davoei y Margaritatus (COMAS-RENGIFO, 1982; COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999). La fase transgresiva (T2, figura 8) está representada por el desarrollo de una nueva plataforma dominada por ambientes de carbonatos perimareales a submareales someros, representados a su vez por la parte inferior de la Fm Calizas y dolomías tableadas de Cuevas Labradas (GÓMEZ & GOY, 2004). Siguiendo a estos autores, esta formación está constituida por parasecuencias de somerización en la casi totalidad de la Rama Castellana, así como en su parte inferior en la Rama Aragonesa, formadas por un término basal de margas submareales, con frecuencia ausentes, seguidas de calizas *grainstone* oolíticas con laminación cruzada, calizas de *mudstone* a *wackestone* (que pueden contener *rills* bioclásticos, *ripples* y bioturbación), seguido por calizas o dolomías con laminaciones de algas. En el término superior aparecen carbonatos con porosidad fenestral, grietas de desecación, porosidad móldica de evaporitas, pliegues enterolíticos y calcretas. Tal y como se puede observar en la figura 8, el pico transgresivo es de edad Pliensbachense Superior, Cronozona Jamesoni. El Ciclo LJ-2 se subdivide en dos ciclos de tercer orden: uno inferior (LJ2-1), con un máximo transgresivo en la Cronozona Obtusum y el techo en Raricostatum, y otro superior, cuyo máximo transgresivo se sitúa en la Cronozona Jamesoni y su techo coincide con el del Ciclo LJ-2. Tanto en la Sierra de la Demanda como en Cameros los primeros registros de ammonoideos se sitúan en el Sinemuriense superior (MENSINK, 1965; COMAS-RENGIFO *et al.*, 1988; COMAS-RENGIFO & YÉBENES, 1988). La fase regresiva R2 es difícil de separar en el área restante debido a la persistencia de las facies perimareales, que se extienden hasta el área de La Mancha (VIALARD, 1973; MORILLO-VELARDE & MELÉNDEZ, 1981; GÓMEZ & GOY, 1999).

La reconstrucción paleogeográfica de la Cordillera Ibérica durante el depósito de los materiales de la Fm Cuevas Labradas indica la presencia de una única plataforma abierta hacia el N y compartimentada por una serie de fallas de orientación NE y NO que controlan en parte la distribución de espesores (GÓMEZ & GOY, 2004). Como señalan estos autores, los movimientos extensionales de la Falla de Montalbán condicionaron el hundimiento y profundización de los bloques situados al noreste de esta falla. En el sector central de la Rama Aragonesa tuvo lugar, en una primera fase, el depósito de carbonatos micríticos de plataforma submareal de la Fm Río Palomar y, posteriormente, se sedimentaron las facies margosas de plataforma externa restringida de la Fm Almonacid de la Cuba, dando lugar a la primera desintegración

importante de la plataforma del Jurásico Inferior en la Cordillera Ibérica (GÓMEZ, 1991; COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999). La Fm Río Palomar está constituida por secuencias de somerización de calizas *mudstone* a *wackestone* con *rills* bioclásticos entre las que se intercalan margas y margocalizas. En la sección de Almonacid de la Cuba (COMAS-RENGIFO, 1982; COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999; BORDONABA & AURELL, 2001) se registran escasos ejemplares de ammonoideos y braquiópodos que caracterizan la Cronozona Jamesoni del Pliensbachiense Inferior *p.p.* Por su parte, la Fm Almonacid de la Cuba está constituida por una alternancia de calizas y margas organizada en secuencias de somerización y profundización. Se depositó en una plataforma externa restringida, localizada al NE de la Falla de Montalbán en la Rama Aragonesa durante el Pliensbachiense Inferior, cronozonas Jamesoni a Davoei (COMAS-RENGIFO, 1982; COMAS-RENGIFO *et al.*, 1998, 1999; BORDONABA *et al.*, 2000).

El Ciclo LJ-3 comienza en la Cronozona Davoei del Pliensbachiense Inferior y se extiende hasta el Toarciense Superior. La fase transgresiva (T3) se desarrolla desde el Pliensbachiense Superior al Toarciense Medio, donde se registra el máximo transgresivo, y la fase regresiva tiene lugar durante las cronozonas Bifrons (*p.p.*) y Variabilis. Dentro de este ciclo se reconocen tres ciclos más de tercer orden (LJ3-1, LJ3-2 y LJ3-3). Nos referiremos al primero por su relación con los materiales pliensbachienses. Así pues, el Ciclo LJ3-1 corresponde a una fase transgresiva representada principalmente por la Fm Margas grises de Cerro del Pez, y por otra regresiva caracterizada por la Fm Calizas bioclásticas de Barahona. En la Fm Cerro del Pez encontramos margas con intercalaciones de calizas *mudstone* a *wackestone* y, ocasionalmente, *packstone* a *grainstone* bioclásticas que se organizan en secuencias de somerización (COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999). La edad del ciclo es Pliensbachiense Superior y su máximo transgresivo se sitúa en la Cronozona Margaritatus. Esta unidad representa una amplia inundación de la plataforma, a excepción de los altos de El Maestrazgo-Valencia y de La Mancha (GÓMEZ & GOY, 2005). La etapa regresiva del Ciclo LJ3-1 está condicionada por la renovación de la plataforma de carbonatos, representada por la Fm Barahona y constituida por calizas *wackestone* a *packstone* bioclásticas, que en ocasiones pueden ser *mudstone* y *grainstone* y que presentan escasas intercalaciones margosas que se hacen más frecuentes hacia el N. Estos materiales se organizan en secuencias de somerización debidas a procesos de agradación y progradación en plataformas someras, que frecuentemente muestran influencias de tempestades. De forma local se pueden reconocer ambientes playeros asociados a barras bioclásticas. La presencia de ammonoideos permite asignar a esta unidad una edad Pliensbachiense Superior (cronozonas Margaritatus y Spinatum). No obstante, tal y como señalan GOY *et al.* (1997), los efectos de la tectónica sinsedimentaria tienen como resultado que el techo de la formación sea heterócrono a escala de Piso. Desde el punto de vista paleogeográfico, la Fm Barahona es expansiva respecto a la Fm Cerro del Pez a

causa del hundimiento de bloques controlados por fallas extensionales, que a su vez controlan los depocentros de Teruel y Valencia (GÓMEZ & GOY, 2004).

## 5. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

---

En este capítulo se describen los taxones de rinconélidos pertenecientes a la braquiofauna del Pliensbachense de la Cordillera Ibérica. Para ello se ha elegido la clasificación propuesta en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (SAVAGE *et al.*, 2002) por tratarse de la obra que compendia las revisiones sistemáticas más actualizadas. Las atribuciones específicas se han realizado a partir de los trabajos de, entre otros, AGER (1954, 1956, 1958, 1962, 1967a), autor de una extensa e importante monografía de gran fiabilidad sobre rinconélidos del Jurásico Inferior, en la que además se definen varias especies nuevas; de ALMÉRAS (1964), un trabajo clásico que incluye una recopilación bibliográfica y estratigráfica de todas las especies conocidas de braquiópodos del Jurásico Inferior y Medio; de ALMÉRAS & FAURÉ (2000), quienes estudiaron los braquiópodos del Jurásico Inferior de los Pirineos franco-españoles; de ALMÉRAS *et al.* (2007), con su contribución sobre braquiópodos del Jurásico Inferior del oeste de Argelia; de ALMÉRAS *et al.* (2010), que han estudiado recientemente los braquiópodos del Jurásico Inferior del Macizo Armoricano francés, y de GARCÍA JORAL & GOY (2009), quienes definen la especie *Gibbirhynchia cantabrica*, reconocida en el material estudiado.



## 5.1 UNA NUEVA VISIÓN DE LOS RINCONÉLIDOS

Hasta la reciente aparición del nuevo Tratado de Paleontología de Invertebrados (*Treatise on Invertebrate Paleontology*, SAVAGE *et al.*, 2002), la sistemática de los braquiópodos fósiles se regía por los criterios establecidos en la obra anterior (MOORE, 1965). Así, los géneros de braquiópodos estudiados en la presente memoria (y, por supuesto, otros muchos) se organizaban en categorías taxonómicas que han sido modificadas a la luz del avance en el conocimiento de este grupo de invertebrados. Por consiguiente, creemos necesario comentar en este apartado la evolución histórica de la sistemática de este grupo en lo que concierne a los taxones descritos en este trabajo: *Gibbirhynchia* BUCKMAN, 1918, *Tetrarhynchia* BUCKMAN, 1918, *Quadratrhyrchia* BUCKMAN, 1918, *Furcirhynchia* BUCKMAN, 1918, *Squamirhynchia* BUCKMAN, 1918 y *Cirpa* DE GREGORIO, 1930.

Desde la revisión de la obra de MOORE (1965) hasta la actualización de la sistemática de los braquiópodos publicada en 2002, la mayoría de los rinconélidos mesozoicos se agrupaba en la Superfamilia Rhynchonellacea definida por GRAY en 1848. Esta categoría taxonómica incluía cinco familias, nueve subfamilias y ciento catorce géneros (AGER *et al.*, 1972). Dos de las tres subfamilias en las que se encuadran los géneros aquí descritos fueron definidas por AGER (1965b), quien ya había señalado la estrecha relación existente entre *Tetrarhynchia*, *Quadratrhyrchia* y *Gibbirhynchia* (AGER, 1954). Por ello, propuso agrupar estos tres géneros en una nueva subfamilia a la que denominó Tetrarhynchiinae. Según figura en la diagnosis original de esta nueva subfamilia (MOORE, 1965, pág. H611), los Tetrarhynchiinae se caracterizan por ser rinconélidos multicostulados, en ocasiones con estadio posterior liso, con un pliegue dorsal no muy acusado, umbo pequeño, normalmente incurvado, deltirio generalmente pequeño y crura de tipo raduliforme. El género *Furcirhynchia*, al igual que los tres anteriores, también se incluyó en la Familia Rhynchonellidae, pero se incorporó a la Subfamilia Cyclothyridinae creada por MAKRIDIN en 1955. Los caracteres asignados a esta subfamilia son (MOORE, 1965, págs. H614-H615): braquiópodos multicostulados, raramente con área posterior lisa, umbo masivo, foramen hipotírido, septo medio dorsal muy reducido o ausente, sin septalio y con crura canaliforme. Las costillas están muy marcadas; algunas conchas pueden ser asimétricas y también pueden presentar finos *capillae* en la parte posterior. Por último, *Cirpa* y *Squamirhynchia* se incluyeron en una familia diferente, Wellerellidae (LICHAREW, 1956), dentro de la nueva Subfamilia Cirpinae creada también por AGER (1965b). Los géneros pertenecientes a esta subfamilia son también multicostulados, presentan las placas cardinales fusionadas, un septo medio muy reducido, un umbo generalmente pequeño e incurvado con planáreas bien desarrolladas, placas deltoidales gruesas y características y crura prefalciforme (MOORE, 1965, págs. H605-H606). De todos estos géneros

mencionados, sólo *Cirpa* ha mantenido invariable su posición en la taxonomía actual de los rinconélidos.

Dado que el tratado publicado en 1965 representa una síntesis general del estado del conocimiento que sobre los braquiópodos se tenía en esa época, las categorías sistemáticas propuestas se utilizaron profusamente en los trabajos posteriores a su publicación, sirviendo de marco de referencia para los estudios sobre paleontología sistemática. Tal es el caso de las obras de ROUSSELLE & BISCH (1967), SIBLIK (1967a y b), DELANCE (1969), etc.

No obstante, hay algunas disensiones en lo que respecta a la utilización de las nuevas subfamilias creadas por AGER. La Familia Praecyclothyridae MAKRIDIN, 1964 fue definida antes de la publicación del tratado de MOORE (1965), pero no fue aceptada en la revisión. Algunos autores, como SUČIĆ-PROTIĆ (1969), la admitieron en sus estudios sistemáticos, integrando dos subfamilias diferentes a las consideradas en el tratado de 1965: Praecyclothyridae MAKRIDIN, 1964 e Ivanoviellinae MAKRIDIN, 1964. Para esta autora, la Subfamilia Praecyclothyridae sería equivalente a Tetrarhynchiinae e incluiría los géneros *Tetrarhynchia*, *Gibbirhynchia* y *Squamirhynchia*.

Es difícil establecer un paralelismo entre los criterios que utilizan AGER y SUČIĆ-PROTIĆ para la diagnosis de ambas subfamilias, ya que utilizan caracteres completamente distintos. Mientras AGER se basa en la densidad de costulación, las características de la región posterior de la valva dorsal, el grado de elevación del pliegue, el tamaño del umbo y su inclinación o el tipo de crura, SUČIĆ-PROTIĆ utiliza como criterios diagnósticos únicamente el tamaño de las conchas (carácter con una elevada variabilidad) y el septalio, sobre el que la propia autora reconoce que puede ser visible en los primeros estadios de crecimiento o estar poco definido en los ejemplares adultos de algunos géneros (SUČIĆ-PROTIĆ, 1969, pág. 15). El tipo de crura, único carácter común en ambas diagnosis, es invariable para AGER (radulifer), si bien SUČIĆ-PROTIĆ considera que puede ser además, espinuliforme o calcariforme. Así pues, esta autora incluye en la Subfamilia Praecyclothyridae géneros asignados por AGER a la Subfamilia Tetrarhynchiinae (como *Tetrarhynchia* y *Gibbirhynchia*), géneros considerados en el *Treatise* de 1965 como pertenecientes a otras subfamilias (como *Calcirhynchia* y *Prionorhynchia*, ambos definidos por BUCKMAN, 1918) y géneros de nueva creación, como *Planirhynchia*, *Rostrirhynchia* y *Mediterranirhynchia*, establecidos por SUČIĆ-PROTIĆ en 1969. Asimismo, tampoco acepta la nueva Subfamilia Cirpinae de AGER (1965b) en la que se incluyen los géneros *Squamirhynchia* y *Cirpa*, sino que los considera adscritos a subfamilias diferentes: Praecyclothyridae y Wellerellinae, respectivamente. La diagnosis que SUČIĆ-PROTIĆ hace de esta última subfamilia es especialmente significativa: sólo señala que las conchas están cubiertas por costillas radiales. Como ya se ha comentado

anteriormente, AGER considera en su diagnosis caracteres externos (densidad de costulación, tamaño y grado de inclinación del umbo, desarrollo de planáreas) e internos (morfología de las placas cardinales y deltoidales, alcance del septo medio y tipo de crura).

El trabajo de AGER *et al.* (1972) supone una nueva revisión de los rinconélidos mesozoicos, esta vez no exclusivamente desde un punto de vista sistemático sino abordando el estudio exhaustivo de cada subfamilia atendiendo a consideraciones paleobiogeográficas y filogenéticas. A propósito de las atribuciones taxonómicas de SUČIĆ-PROTIĆ (1969) rechazan la denominación de Subfamilia Praecyclothyridinae alegando tres argumentos: por un lado, el género tipo (*Praecyclothyris* MAKRIDIN) es probablemente un sinónimo de *Somalirhynchia* WEIR; por otro, los taxones incluidos en esta subfamilia no parecen tener relación con los ciclotíridos; en último lugar, dichos taxones están dispersos en diferentes familias, por lo que el grupo no debe ser aceptado. Así pues, estos autores admiten la sistemática propuesta en MOORE (1965) para los géneros estudiados en este trabajo (tabla 1).

	<i>Gibbirhynchia</i> BUCKMAN, 1918	<i>Tetrahynchia</i> BUCKMAN, 1918	<i>Quadrirhynchia</i> BUCKMAN, 1918	<i>Furcirhynchia</i> BUCKMAN, 1918	<i>Cirpa</i> DE GREGORIO, 1930	<i>Squamirhynchia</i> BUCKMAN, 1918
<b>MOORE (1965)</b>						
Superfam.	Rhynchonellacea GRAY, 1848	Rhynchonellacea GRAY, 1848	Rhynchonellacea GRAY, 1848	Rhynchonellacea GRAY, 1848	Rhynchonellacea GRAY, 1848	Rhynchonellacea GRAY, 1848
Fam.	Rhynchonellidae GRAY, 1848	Rhynchonellidae GRAY, 1848	Rhynchonellidae GRAY, 1848	Rhynchonellidae GRAY, 1848	Wellerellidae LICHAREW, 1956	Wellerellidae LICHAREW, 1956
Subfam.	Tetrahynchiinae AGER, 1965b	Tetrahynchiinae AGER, 1965b	Tetrahynchiinae AGER, 1965b	Cyclothyridinae MAKRIDIN, 1955	Cirpinae AGER, 1965b	Cirpinae AGER, 1965b
<b>SAVAGE <i>et al.</i> (2002)</b>						
Superfam.	Hemithiridoidea RZHONSITSKAIA, 1956	Hemithiridoidea RZHONSITSKAIA, 1956	Hemithiridoidea RZHONSITSKAIA, 1956	Rhynchonelloidea d'ORBIGNY, 1847	Wellerelloidea LICHAREW, 1956	Hemithiridoidea RZHONSITSKAIA, 1956
Fam.	Tetrahynchiidae AGER, 1965b	Tetrahynchiidae AGER, 1965b	Tetrahynchiidae AGER, 1965b	Rhynchonellidae d'ORBIGNY, 1847	Wellerellidae LICHAREW, 1956	Cyclothyrididae MAKRIDIN, 1955
Subfam.	Gibbirhynchiinae MANCENIDO y OWEN, 2002	Tetrahynchiinae AGER, 1965	Tetrahynchiinae AGER, 1965	Davanirhynchiinae OVCHARENKO, 1983	Cirpinae AGER, 1965b	Cyclothyridinae MAKRIDIN, 1955

Tabla 1. Atribuciones sistemáticas de los géneros estudiados a partir de las revisiones de los tratados sobre paleontología de invertebrados de MOORE (1965) y SAVAGE *et al.* (2002).

La necesidad de actualizar la sistemática de los braquiópodos fósiles bajo el prisma del estado del conocimiento actual y de unificar las denominaciones taxonómicas con un criterio común de validez universal (el *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica* de RIDE *et al.*, cuya última edición es de 1999), tuvo como consecuencia la aparición en 2002 de un nuevo Tratado de Paleontología de Invertebrados. Esta obra reúne las revisiones sistemáticas más modernas del grupo y constituye, por tanto, el marco de referencia para los estudios sobre taxonomía de braquiópodos.

Esta recopilación supone un cambio significativo en la clasificación de los braquiópodos. En efecto, los 31 géneros que integraban hasta el momento la

Subfamilia Tetrarhynchiinae quedan reducidos a una veintena, entre los que se incluyen *Tetrarhynchia* y *Quadratirhynchia*; se crea la nueva Subfamilia Gibbirhynchiinae que reúne dos de los géneros definidos por BUCKMAN en 1918 (*Gibbirhynchia* y *Burmirhynchia*), además de otros seis de reciente creación; *Furcirhynchia*, incluido hasta el momento en la Subfamilia Cyclothyridinae, pasa a formar parte de la Subfamilia Davanirhynchiinae; *Squamirhynchia* se integra en los Cyclothyridinae, pero es reseñado como género dudoso añadiéndosele una interrogación; por último, *Cirpa* mantiene la misma adscripción que tenía en el tratado de 1965 en el rango de subfamilia (Cirpinae).

La base de esta nueva clasificación en lo que se refiere a las superfamilias se fundamenta en caracteres externos e internos tales como el contorno de la concha, la densidad y el tipo de costulación, las características de la región umbonal, el grado de desarrollo del pliegue, la presencia/ausencia de septalio y septo medio y el tipo de crura. Como resultado, los géneros estudiados se reparten en tres superfamilias de la siguiente manera: *Gibbirhynchia*, *Tetrarhynchia*, *Quadratirhynchia* y *Squamirhynchia* en Hemithiridoidea; *Furcirhynchia* en Rhynchonelloidea y *Cirpa* en Wellerelloidea (tabla 2).

También hay modificaciones en la categoría de Familia. En este caso se utilizan como caracteres diagnósticos el contorno de las conchas, el desarrollo del pliegue, las características de la comisura anterior, el tipo y la densidad de costulación, el desarrollo del septo medio y del septalio, la presencia/ausencia del proceso cardinal y el tipo de crura. Con este planteamiento, sólo *Cirpa* y *Furcirhynchia* permanecen en las mismas familias a las que pertenecían en 1965 (Wellerellidae y Rhynchonellidae, respectivamente), mientras que *Squamirhynchia*, incluido también en la primera, es asignado en esta revisión a Cyclothyrididae. Los géneros *Gibbirhynchia*, *Tetrarhynchia* y *Quadratirhynchia*, con caracteres más próximos entre sí que los tres anteriores, se encuadran ahora en la familia Tetrarhynchiidae.

La última categoría taxonómica modificada a raíz de la revisión de 2002 es la de Subfamilia. Para agrupar en este nivel a los distintos géneros, la clasificación se basa nuevamente en los caracteres externos e internos anteriormente mencionados, añadiéndose algunos más que aportan mayor precisión al grado de definición del grupo, como por ejemplo la mayor o menor convexidad de las valvas, la morfología de la extensión lingüiforme, las características de las placas deltoidales y cardinales o la presencia de rebordes en el perímetro del foramen (presencia de foramen labiado). Incluso se incorpora un nuevo término para definir el tipo de crura presente en *Cirpa*: hamiforme (PEARSON, 1977), equivalente a la antigua prefalcifer definida por AGER (1962) para *Pseudogibbirhynchia*. El establecimiento de estos caracteres diagnósticos lleva a una nueva agrupación de los géneros en diferentes subfamilias, de tal modo

que *Tetrarhynchia* y *Quadratrhyinchia* permanecen en Tetrarhynchiinae y *Cirpa* se mantiene en Cirpinae, mientras que *Furcirhynchia* se añade a Davanirhynchiinae, *Squamirhynchia* a Cyclothyridinae y se crea una nueva subfamilia para el género *Gibbirhynchia*: Gibbirhynchiinae. La comparación entre los caracteres considerados en los tratados de 1965 y 2002 para la definición de las subfamilias está recogida en la tabla 2. Puede verse cómo el estudio de los caracteres internos ha cobrado una gran importancia en el transcurso del tiempo llegando a tener, en ocasiones, mayor peso en la diagnosis que los externos (ver como ejemplo *Furcirhynchia*).

SUBF.	GÉNEROS	CARACTERES EXTERNOS	CARACTERES INTERNOS
<b>MOORE (1965)</b>			
TETRAHYN-CHINAE	<i>Gibbirhynchia</i> , <i>Tetrarhynchia</i> , <i>Quadratrhyinchia</i>	Multicostulados, a veces con un estadio posterior liso corto, monoplegados, con pliegue de desarrollo moderado. Umbo pequeño, normalmente incurvado. Deltirio generalmente pequeño, foramen no labiado.	Crura radulifer, generalmente en forma de gancho.
CYCLOTHIRIDINAE	<i>Furcirhynchia</i>	Multicostulados, rara vez con estadio posterior liso. Costillas muy características, robustas; algunas conchas presentan finos capillae en la parte posterior. Umbo masivo, foramen hipotirido labiado.	Septo medio dorsal normalmente muy reducido o ausente. Septalio ausente. Crura canalifer.
CIRPINAE	<i>Cirpa</i> , <i>Squamirhynchia</i>	Multicostulados. Umbo generalmente pequeño e incurvado, con planáreas bien desarrolladas.	Placas cardinales fusionadas, septo medio normalmente muy reducido, placas deltidiales delgadas y distintivas, crura prefalcifer.
<b>SAVAGE et al. (2002)</b>			
GIBBIRHYN-CHINAE	<i>Gibbirhynchia</i>	Elevada densidad de costulación, moderadamente monoplegados, casi equibiconvexos, pliegue mal definido, valvas globosas, umbo ventral afilado, de erecto a incurvado.	Generalmente septo medio largo y septalio estrecho. Láminas dentales de subparalelas a ligeramente divergentes hacia la zona ventral. Crura raduliforme fuertemente incurvada.
TETRAHYN-CHINAE	<i>Tetrarhynchia</i> , <i>Quadratrhyinchia</i>	Multicostulados, dorsibiconvexos a planoconvexos, a veces con un estadio posterior liso. Pliegue dorsal bien definido, umbo y deltirio pequeños, foramen normalmente no labiado.	Placas cardinales de subhorizontales a convexas dorsalmente, láminas dentales variables, subparalelas, convergentes o divergentes centralmente. Septalio profundo en forma de Y, cavidades laterales umbonales subtriangulares. Crura raduliforme, normalmente con forma de gancho, a veces algo expandida distalmente.
DAVANIRHYN-CHINAE	<i>Furcirhynchia</i>	Tamaño pequeño a medio con costillas complejas.	Láminas dentales delgadas de subparalelas a divergentes en la zona ventral. Placas cardinales subhorizontales. Septo medio y septalio variables. Crura raduliforme o calcariforme.
CIRPINAE	<i>Cirpa</i>	Multicostulados, generalmente con umbo pequeño e incurvado, planáreas bien desarrolladas y foramen pequeño.	Placas cardinales fusionadas, septo medio dorsal muy reducido, placas deltidiales delgadas, dobles y muy características. Septalio normalmente ausente. Crura hamiforme.
CYCLOTHIRIDINAE	? <i>Squamirhynchia</i>	Totalmente costulados, con costillas fuertes, raras veces con área posterior lisa. Umbo masivo, con gran foramen hipotirido labiado.	Septo medio normalmente muy reducido, septalio reducido o ausente. Crura canaliforme.

Tabla 2. Comparación entre los caracteres externos e internos empleados en la definición de las subfamilias a las que pertenecen los géneros estudiados en este trabajo. Cuadro elaborado a partir de las descripciones de MOORE (1965) y SAVAGE et al. (2002).

## 5.2 TERMINOLOGÍA DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

Los criterios empleados para la descripción de los caracteres morfológicos en el estudio de los braquiópodos han sido ampliamente descritos en la bibliografía especializada. En este sentido, cabe destacar el trabajo realizado por GARCÍA JORAL (1986), quien revisa la terminología empleada por distintos autores proponiendo criterios de unificación para su denominación en castellano. Su propuesta ha servido de punto de partida para trabajos sistemáticos posteriores (ANDRADE, 2006; BAEZA-CARRATALÁ, 2008) y es asimismo recogida en la presente memoria.

### Caracteres externos

La concha de los rinconélidos está constituida por dos valvas desiguales (inequivalvas) de carbonato cálcico, normalmente biconvexas y de poco espesor. Tradicionalmente se ha denominado valva *dorsal* o *braquial* a aquella que está en relación con las estructuras que soportan el lofóforo, llamadas en conjunto braquidio o aparato braquial. La valva de mayor tamaño recibe el nombre de *ventral* o *peduncular*, ya que presenta un foramen que permite la salida del pedúnculo al exterior. A pesar de la ambivalencia de estos términos, la revisión de la terminología anatómica realizada por WILLIAMS & BRUNTON en KAESLER (1997) desaconseja la utilización de los adjetivos braquial y peduncular y recomienda el empleo de sus equivalentes (*dorsal* y *ventral*, respectivamente). En contra de lo que pudiera parecer, ni *dorsal* ni *ventral* hacen referencia a la posición de vida de los braquiópodos.

El perímetro externo de la concha delimita el *contorno* en vista dorsal. El contorno, por tanto, corresponde a la forma geométrica en que la concha se puede circunscribir en vista dorsal, mientras que el *perfil* corresponde a ese mismo carácter en vista lateral. Podemos expresar el contorno a través del cociente entre la longitud (L) y la anchura (A) de una concha: si el valor es inferior a 1, el contorno es ovalado lateralmente, mientras que si es superior a 1, se habla de un contorno ovalado en sentido anteroposterior. Por lo que se refiere al perfil, si la relación entre el espesor y la longitud es mayor de 0,6, nos referiremos a conchas globosas; si, por el contrario, este cociente es inferior, la concha es aplanada. Para valores superiores a 0,9 nos referiremos a conchas subesféricas (ANDRADE, 2006). Puede ocurrir, además, que la globosidad de las valvas se restrinja o sea más acusada en la región umbonal y en ese caso hablamos de valvas o conchas gibosas. Asimismo, cuando las dos valvas son convexas y su globosidad es similar, se dice que son equibiconvexas; si la convexidad es diferente y la valva ventral es más convexa que la dorsal, hablamos de conchas ventribiconvexas; en caso contrario, es decir, con una convexidad de la valva dorsal mayor que la ventral, las conchas son dorsibiconvexas. Por último, si una de las valvas, en general la dorsal, es muy plana, hablamos de conchas planoconvexas.

La zona *posterior* es la zona próxima al ápice de la concha, en la que se encuentran los elementos del área cardinal o zona de articulación, mientras que la zona *anterior* es la opuesta, esto es, la región por la que se produce la apertura de las valvas.

La línea de unión entre las dos valvas recibe el nombre de *comisura*, tanto si se trata de la región anterior (comisura frontal) como de la zona lateral (comisura lateral). En los rinconélidos es frecuente que en el margen posterior de la comisura lateral exista un pequeño arco que se superpone al arco complementario del margen ventral. Este carácter recibe el nombre de *squama glotta*. La comisura puede ser recta, aunque en los rinconélidos suele ser típicamente en zigzag, es decir, con presencia de concavidades en una valva que se complementan con convexidades en la valva opuesta. Las características de la *comisura frontal* son importantes en la sistemática de numerosos grupos de rinconélidos. Por este motivo, su morfología ha sido ampliamente descrita en la literatura, dándose abundantes denominaciones a los distintos tipos observados (BUCKMAN, 1918; MUIR-WOOD, 1936; ROUSSELLE, 1965; FERRARI & MANARA, 1972; DELANCE, 1974a; CALZADA, 1975; LAURIN, 1984; GARCÍA JORAL, 1986; MUÑOZ, 1989; WILLIAMS & BRUNTON en KAESLER, 1997). En este trabajo haremos referencia a los tipos de comisura frontal descritos por GARCÍA JORAL (1986).

Un carácter típico de los rinconélidos es el *pliegue frontal*, denominado también pliegue dorsal (COMAS-RENGIFO & GOY, 1975) o *bocel* (CALZADA, 1975, 1984; GARCÍA JORAL, 1986). El seno frontal es la respuesta en la valva ventral al plegamiento de la valva dorsal. La morfología de la comisura frontal depende en gran medida de la elevación de este pliegue frontal o bocel sobre el contorno general de la valva dorsal. La *extensión lingüiforme* es la parte del seno de la valva ventral que cierra el pliegue dorsal. Es un carácter empleado sobre todo por AGER (1954, 1956, 1958, 1962) que no suele encontrarse reflejado en las descripciones de otros especialistas.

La parte apical de las dos valvas suele estar recurvada y recibe el nombre de *umbo*. Para el umbo de la valva ventral existe una terminología especial en inglés (*beak*) y en francés (*crochet* y *bec*). En castellano, MALLADA (1885) emplea los términos *crochet* y *nates* para hacer referencia a este umbo ventral. En este trabajo se emplearán indistintamente los términos umbo ventral o nates.

El grado de inclinación del nates es un carácter importante en la sistemática de algunos grupos, especialmente en los terebratulidos. No obstante, en la descripción de los rinconélidos también se emplea la terminología definida para la curvatura del umbo ventral, establecida a partir del ángulo existente entre la comisura lateral y el área cardinal (figura 9).

En la región posterior de la concha se observa la región o área cardinal (figura 10), limitada por unos rebordes más o menos acusados denominados aristas laterales del nates, que no siempre están presentes. Dentro de esta área cardinal se encuentra una abertura triangular, denominada *deltirio*, que va disminuyendo de tamaño durante la ontogenia debido a la formación de dos placas calcáreas, denominadas a su vez *deltidiales*, que se sitúan en las proximidades del foramen y constituyen el *deltidio*. Estas *placas deltoidales* crecen desde los bordes laterales en dirección al borde del *deltirio*.

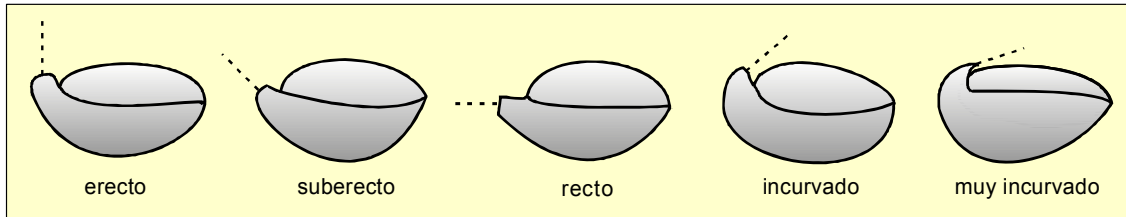


Figura 9. Nomenclatura utilizada para definir los distintos grados de curvatura del umbo ventral o nates. Modificado de GARCÍA JORAL (1986) y ANDRADE (2006).

A ambos lados del nates se pueden desarrollar unas pequeñas elevaciones denominadas *aristas laterales del umbo* (o aristas umbonales, MANCEÑIDO & DAMBORENEA, 2008). Entre las aristas umbonales y la línea de charnela aparecen unas zonas lisas y más o menos cóncavas denominadas *interáreas* (figura 10).

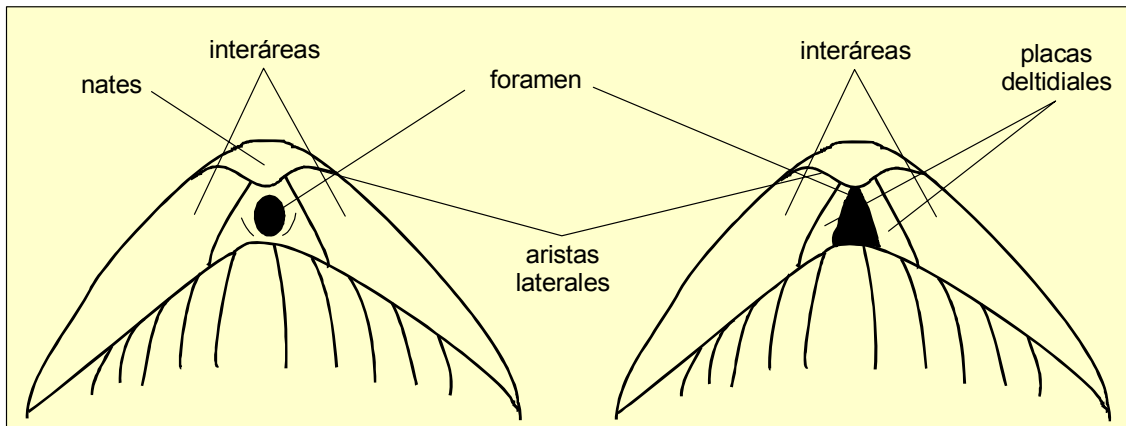


Figura 10. Terminología empleada para los principales elementos del área cardinal. Modificado de SOLER (1986).

En estado adulto, el *deltirio*, esto es, la abertura primitiva para la salida del pedúnculo, queda reducido a un agujero oval o subcircular denominado *foramen*. A través del foramen se produce la salida al exterior del *pedúnculo*, constituido por una masa de tejido córneo que permite la fijación del organismo al sustrato. La posición del foramen en relación a las placas deltoidales y a las aristas laterales del umbo es variable, y este carácter es importante para la sistemática de los braquiópodos. En función de estas variaciones en la posición del foramen se definen varios tipos.



El foramen *hipotírido* se sitúa en el centro de las placas deltoidales; el *submesotírido* o *mesotírido* ocupa el margen apical en mayor o menor grado; el *permesotírido* se sitúa sobre el ápice de las placas deltoidales y, por último, el foramen *epitírido* se ubica fuera del área cardinal y se integra en el nates (figura 11).

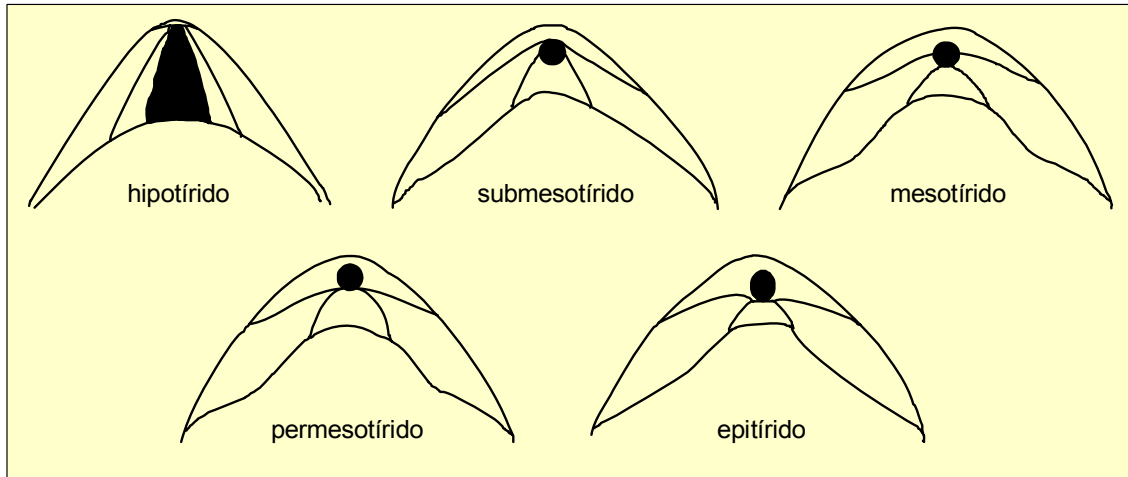


Figura 11. Posición relativa del foramen en relación a las aristas laterales del umbo. Modificado de KAESLER (1997).

Por lo que se refiere a la ornamentación de la concha de los rinconélidos, está constituida por *costillas* radiales que están menos marcadas en la zona próxima a los umbos y que se van engrosando hacia la zona anterior. Las costillas pueden modificar de manera importante la forma de la concha y son además las responsables de las deflexiones en zigzag de la comisura frontal. En la figura 12 se muestran los distintos tipos de costulación definidos por AGER (1956) para los rinconélidos del Jurásico Inferior.

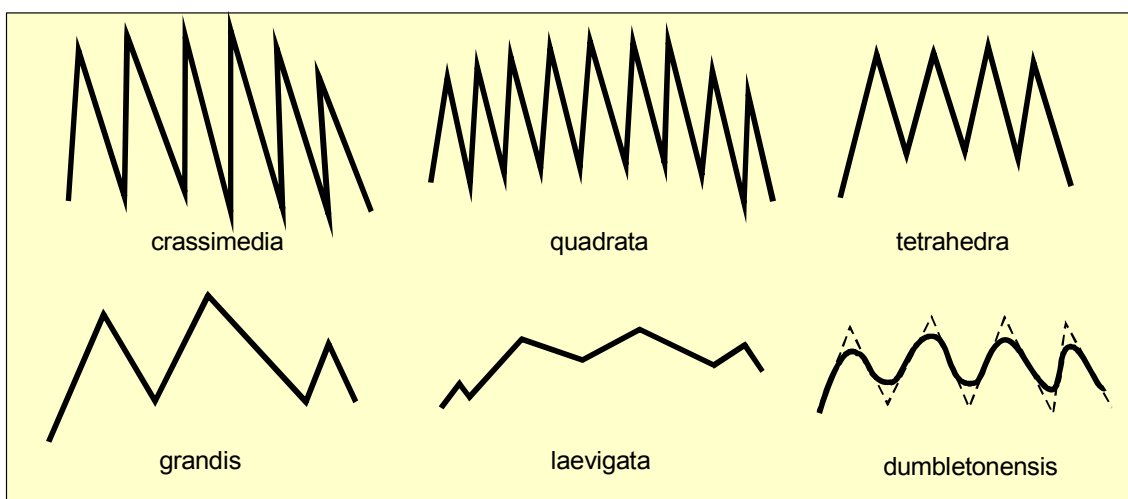


Figura 12. Terminología para los tipos de costillas de los rinconélidos del Jurásico Inferior. Los dibujos corresponden a la comisura frontal. Modificado de AGER (1956).

Las costillas de tipo *crassimedia* son extremadamente agudas; las de tipo *quadrata* son muy agudas; las de tipo *tetrahedra* son moderadamente agudas; las de tipo *grandis* son romas y anchas; las de tipo *laevigata* son romas y débiles; finalmente, las de tipo *dumbletonensis* constituyen una variante más redondeada del tipo *tetrahedra*.

Los tipos de costulación propuestos por AGER (1956) pueden ser relacionados con los definidos por BUCKMAN (1918). Las equivalencias serían las siguientes: los tipos *crassimedia* y *quadrata* entrarían en la categoría de “acutiplicadas”; el tipo *tetrahedra* correspondería a “subacutiplicada”; el tipo *grandis* equivaldría a “subunduplicada” y el tipo *laevigata* a “unduplicada”. Algunos de los términos propuestos por AGER (1956) hacen referencia a especies de rinconélidos en las que es frecuente ese tipo de costulación.

En general, puede simplificarse la terminología empleada para definir la morfología de las costillas. Así pues, nos referiremos también a una costulación fuerte o marcada cuando las costillas sean anchas y se eleven notablemente sobre la superficie de la concha, mientras que si se presentan más o menos redondeadas hablaremos de costulación suave. Por otro lado, con independencia de que las aristas de las costillas sean angulosas o redondeadas, pueden formar ángulos agudos, en cuyo caso se habla de costillas agudas. En ocasiones, la aparición de las costillas no tiene lugar desde los primeros estadios de crecimiento del braquiópodo, por lo que es frecuente encontrar individuos sin costillas en la parte posterior de la concha, apareciendo costulada la parte anterior. Se habla de costulación entera para referirnos a braquiópodos en los que las costillas recubren toda la superficie de la concha. Además, puede ocurrir que a lo largo del desarrollo del individuo se generen nuevas costillas, bien intercaladas entre las preexistentes, bien por bifurcación de una costilla que comienza en la región umbonal.

Las conchas de los rinconélidos se han descrito desde tres planos de observación:

- Vista dorsal: desde esta perspectiva puede observarse la anchura relativa de la concha y la morfología del umbo ventral. La anchura relativa discrimina entre formas alargadas y estrechas y formas alargadas en las que la valva dorsal presenta una morfología más elíptica o incluso subcircular. En vista dorsal, la morfología del umbo depende del trazado de las aristas laterales, de manera que podemos definir la posición relativa del foramen en relación a estas aristas umbonales (KAESLER, 1997). De este modo, la mayoría de los forámenes observados en los rinconélidos objeto de este estudio son submesotíridos; sólo se han observado algunos casos de foramen entre hipotírido y submesotírido.

- Vista frontal: permite observar la morfología del pliegue, que en la mayoría de los ejemplares estudiados da como resultado una comisura uniplegada. Según LAURIN (1984), este tipo de comisura resulta de la evolución morfogénica de un tipo rectimarginado o ligeramente surcado hacia la valva ventral.
- Vista lateral: este plano de observación indica el grado de curvatura del umbo, el de convexidad de las valvas y el de elevación del pliegue en relación a la curvatura general de la concha. Asimismo, también permite observar el grado de indentación de la comisura lateral.

La figura 13 sintetiza la mayoría de los elementos y términos morfológicos externos mencionados en este trabajo.

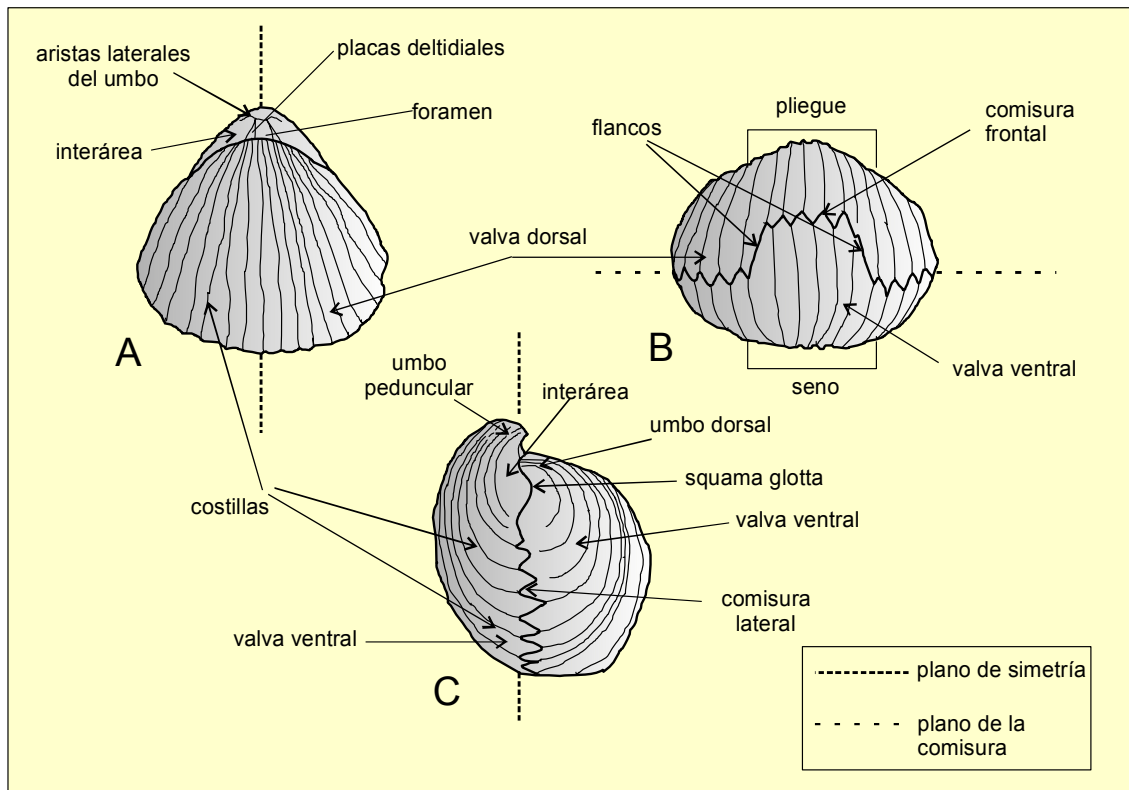


Figura 13. Elementos morfológicos externos más representativos de los rinonélidos. A) Vista dorsal; B) vista frontal; C) vista lateral. Modificado de LAURIN (1984).

### Caracteres internos

Los primeros trabajos que tuvieron en cuenta el estudio de los caracteres internos de los braquiópodos se deben a ROTHPLETZ (1886) -a quien también se debe la definición de los tres primeros tipos de cruras en rinonélidos-, seguidos de KITCHIN (1900) y BUCKMAN (1918), que estudiaron secciones transversales y moldes internos de conchas sin establecer ninguna terminología específica. Fueron los trabajos de MUIR-WOOD (1936) los que dieron el mayor impulso al estudio sistemático de las estructuras

internas, entre otras razones porque esta autora estableció una nomenclatura que ha permitido la realización de descripciones exhaustivas. La descripción de la técnica de obtención de secciones seriadas ya se ha descrito en el capítulo de Metodología.

Dado que el estudio de los caracteres anatómicos internos se lleva a cabo mediante la realización de secciones seriadas que van progresando desde la región umbonal hacia la parte anterior, los elementos que constituyen la estructura interna se describen según un plano perpendicular al plano de simetría de la concha en progresión hacia la comisura frontal.

Siguiendo esta orientación, el primer elemento interno que aparece es el *collar peduncular* (*cp*), un pequeño tubo que protege la parte proximal del pedúnculo, que seguramente serviría para facilitar al organismo el movimiento rotatorio de la concha sobre el eje del pedúnculo y que está en contacto con la superficie interna de las placas deltidiales, que se prolongan hacia la parte anterior (figura 14). En dos dimensiones, el collar peduncular tiene aspecto anular y suele ser difícil de reconocer en los rinconélidos por la existencia de engrosamientos (callosidades umbonales).

El siguiente elemento que se observa es la *cavidad umbonal ventral* (*cu*). Suele estar dividida por dos tabiques denominados *láminas dentales* (*ld*) que delimitan una cavidad central y dos cavidades laterales. Estos tabiques finos son, en general, divergentes desde la región umbonal, aunque en ocasiones pueden permanecer paralelos al plano de simetría de la concha. A veces puede aparecer un *euseptodium*, un septo o cresta que se sitúa entre las impresiones musculares de la valva ventral.

La articulación de las valvas se realiza por medio de dos *dientes* (*d*) existentes en la valva ventral que se insertan en las correspondientes *fosetas* (*f*) de la valva dorsal. La orientación de los dientes en un corte transversal puede ser muy diversa, aunque su morfología es relativamente poco variable. La articulación de las valvas se completa con otros elementos como *dentículos* (*de*) y *fosetas accesorias* (*fa*) de pequeño tamaño, que junto con los dientes y las fosetas principales contribuyen a limitar la apertura de la concha. El llamado *borde interno de la foleta* (*bif*), además de continuarse en las placas cardinales, puede encajar en un pequeño surco del borde interno del diente; en el *borde externo de la foleta* (*bef*) es frecuente encontrar una pequeña depresión que corresponde a la faceta externa del diente, denominada *cavidad denticular* (*cd*), ubicada entre los dientes y los dentículos.

Como ya se ha mencionado, las *placas cardinales* (*pc*) están relacionadas con los bordes internos de las fosetas. Se sitúan en la valva dorsal y su función es la de servir de inserción a los músculos ajustores del pedúnculo. La apariencia de estas placas es la de dos láminas subhorizontales que separan la cavidad umbonal dorsal de la

cavidad umbonal ventral. Además, por su cara dorsal sirven de soporte para las *bases crurales* (*bc*), cuya morfología varía entre protuberancias de pequeño tamaño o láminas más o menos oblicuas. Estos elementos están en continuidad anatómica con las cruras.

En la región apical de la valva dorsal, entre las dos placas cardinales, aparece en los rinconélidos una estructura denominada *septalio* (*spl*). Este elemento ha sido objeto de numerosos estudios (MUIR-WOOD, 1936; ROUSSELLE, 1965; LAURIN, 1974; DELANCE & LAURIN, 1973, etc.), y principalmente consiste en una pequeña depresión cuya base está constituida por la fusión de las *placas septaliales* (*ps*). Estas placas están unidas por un extremo a las placas cardinales y se unen formando un único septo que encaja dorsalmente con el septo medio.

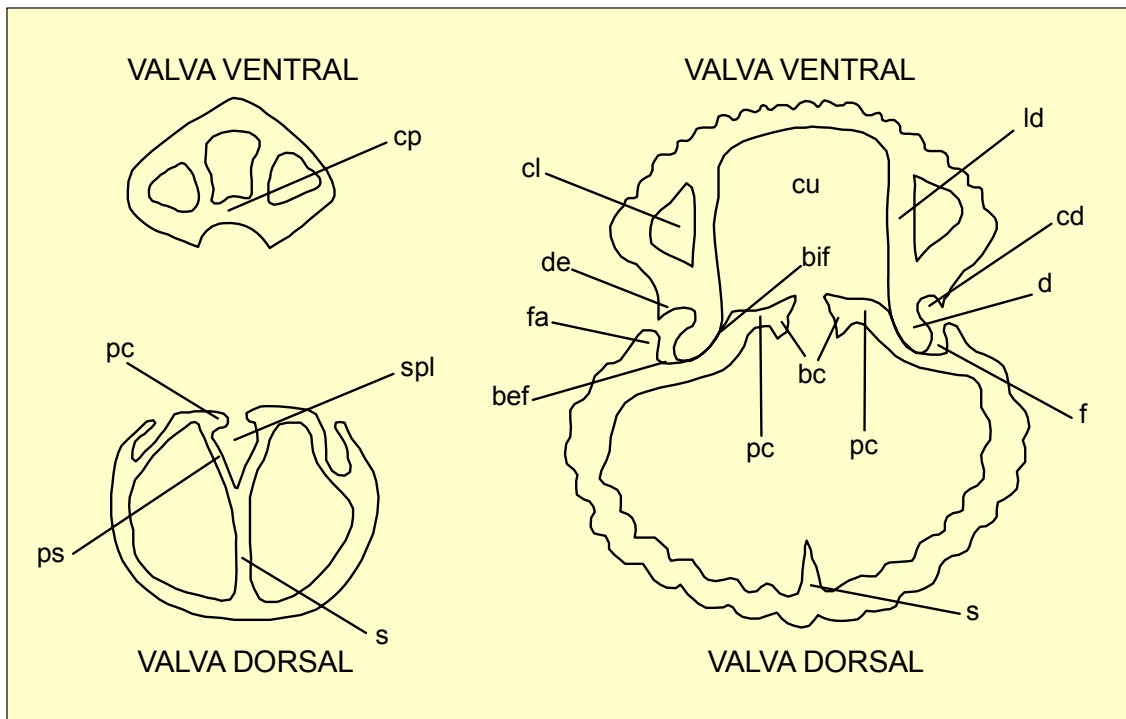


Figura 14. Principales elementos morfológicos internos de la concha de los rinconélidos. bc) bases crurales; bef) borde externo de la foseta; bif) borde interno de la foseta; cd) cavidad denticular; cl) cavidades laterales; cp) collar peduncular; cu) cavidad umbonal; d) diente; de) dentículo; f) foseta; fa) foseta accesoria; ld) láminas dentales; pc) placas cardinales; ps) placas septaliales; s) septo medio; spl) septalio. Modificado de LAURIN (1984) y GARCÍA JORAL (1986).

El *septo medio* (*s*) es un elemento que está siempre presente en la valva dorsal de los rinconélidos. Su morfología es la de una varilla alargada, cuya terminación se encuentra normalmente entre las dos placas septaliales.

El aparato braquial o *braquidio* característico de los braquiópodos está constituido en los rinconélidos por dos láminas basales denominadas *cruras*. Las cruras son dos

procesos calcáreos en forma de espátula que sirven de soporte al lofóforo y que parten de las bases crurales, las cuales a su vez se insertan en el borde dorsal de las placas cardinales. La crura de tipo raduliforme (figuras 15A y B), típica de la mayoría de las especies descritas en este trabajo [con excepción de ?*Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT, 1871) y *Cirpa briseis* (GEMMELLARO, 1874)], fue definida por primera vez por ROTHPLETZ (1886) y discutida con posterioridad por COOPER (1959), AGER (1965b) y DAGYS (1968). Esta crura es muy sencilla, relativamente larga, con proyecciones alargadas que se curvan uniformemente hacia el interior de la valva ventral y puede mostrar secciones transversales muy diversas: subtriangulares, cuadrangulares, comprimidas o elípticas y bordes distales afilados o en forma de gancho. Generalmente se acompaña de un septo medio dorsal más o menos bien desarrollado. La crura raduliforme incluye el tipo hamuliforme definido por JIN (1989), que presenta ganchos distales pequeños e incurvados. En la actualidad hay descritos diecisiete tipos de cruras presentes en los rinconélidos y se considera que la raduliforme constituye el tipo básico (SAVAGE *et al.*, 2002; ver relaciones entre los tipos de crura en la figura 109, página 238).

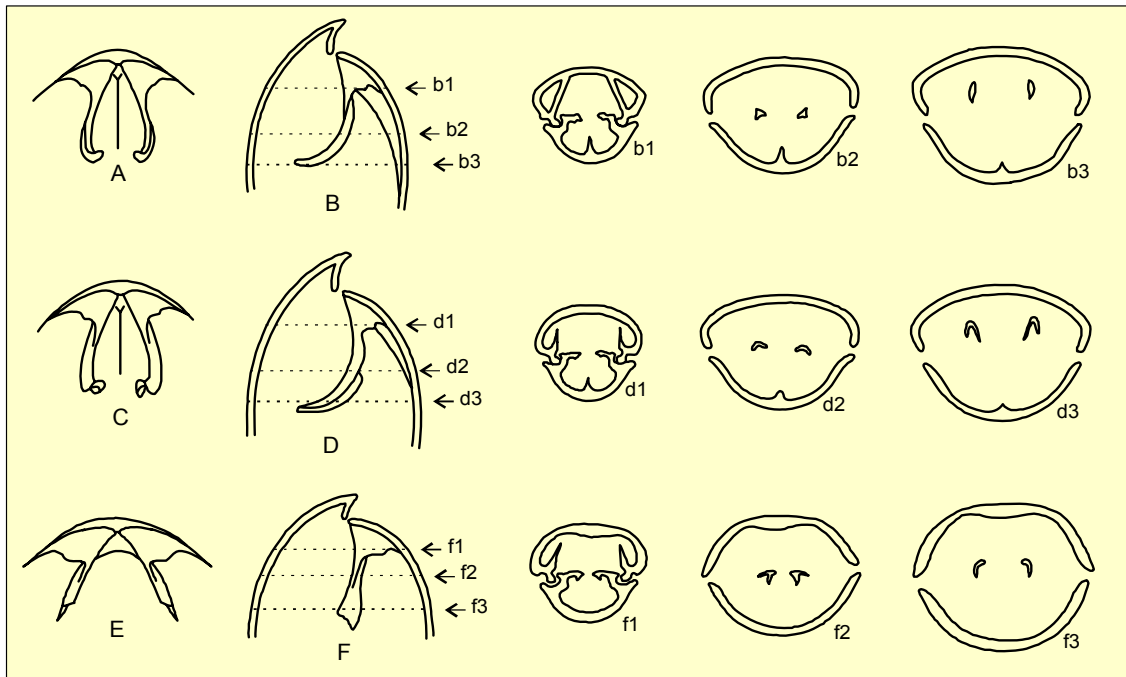


Figura 15. Aspecto de la crura de los rinconélidos estudiados. A) Crura de tipo raduliforme; B) vista lateral de la concha indicando la posición de las secciones seriadas (b1, b2 y b3); C) crura de tipo canaliforme; D) vista lateral de la concha indicando la posición de las secciones seriadas (d1, d2 y d3); E) crura de tipo hamiforme (=prefalcifer); F) vista lateral de la concha indicando la posición de las secciones seriadas (f1, f2 y f3). Modificado de SAVAGE *et al.* (2002).

Un segundo tipo de crura, sólo presente en ?*S. squamiplex*, es la canaliforme (figuras 15C y D). Esta morfología fue descrita por AGER (1965b), aunque no la figuró. Se trata de una variación de la crura raduliforme que presenta un aspecto fuertemente cóncavo en sentido dorsal y es típica de la subfamilia Cyclothyridinae. El tercer tipo es la crura

hamiforme (figuras 15E y F), definida por PEARSON (1977), reemplazando el término de prefalcifer dado por AGER (1962). Se trata de una crura corta y recta, ligeramente comprimida, descrita a partir del género *Pseudogibbirhynchia*. Dentro de las especies estudiadas en este trabajo, este tipo de crura se encuentra en *C. briseis*.

Es importante reseñar que las secciones seriadas figuradas en esta memoria se han orientado en la forma habitual, es decir, con la valva ventral arriba y no con la orientación inversa propuesta en el *Treatise of Invertebrate Palaeontology* (SAVAGE *et al.*, 2002). Sobre este controvertido tema se han pronunciado MOTCHUROVA-DEKOVA *et al.* (2008) y ÁLVAREZ *et al.* (2008) con posturas opuestas. El origen de la polémica radica en que tradicionalmente sólo las secciones seriadas de los braquiópodos paleozoicos se representaban con la valva dorsal hacia arriba, manteniéndose en los restantes la valva ventral en posición superior. MOTCHUROVA-DEKOVA *et al.* (2008) argumentan que la decisión de ilustrar en el *Treatise* las secciones seriadas invertidas “puede afectar a la estabilidad metodológica en la taxonomía de los braquiópodos pospaleozoicos”, mientras que ÁLVAREZ *et al.* (2008) sostienen que en la elaboración de esta obra todos los autores estuvieron de acuerdo en “reducir la separación artificial entre braquiópodos paleozoicos, mesozoicos y cenozoicos en la revisión taxonómica y en la presentación de los resultados”. Si bien es razonable el planteamiento de estos últimos autores, ya que propugna el mantenimiento de la uniformidad y la coherencia en todos los volúmenes de braquiópodos del *Treatise*, en este trabajo se ha optado por mantener la disposición “tradicional” de las secciones seriadas debido a que facilita en gran medida la comparación de la morfología interna de los ejemplares estudiados con la de otros rinconélidos del Pliensbachense. En cualquier caso, parece necesario que exista un consenso sobre este tema en aras de homogeneizar los estudios sobre los caracteres internos de los braquiópodos.

### 5.3 BIOMETRÍA

#### Introducción

La gran variabilidad morfológica y numérica de los braquiópodos en los afloramientos del Pliensbachense ha permitido realizar estudios poblacionales para caracterizar las distintas especies reconocidas. La descripción de las muestras puede proporcionar una representación bastante aproximada de las poblaciones originales. Por tanto, a partir del análisis de la morfología de los rinconélidos podremos obtener un patrón general que defina las características de las especies, así como una descripción de la variabilidad intra e interespecífica de las formas adultas. Esta variabilidad en el seno de las poblaciones es la que nos permite establecer los límites entre los taxones.

La idea de partida es, pues, la de agrupar a los ejemplares en lotes que se suponen representativos de poblaciones. Pero, ¿cómo considerar que la muestra es representativa? ¿Qué condiciones debe reunir un lote para que sea significativo desde un punto de vista estadístico? Normalmente los rinconélidos aparecen en los niveles en forma de acumulaciones que han recibido numerosas denominaciones: bancos, lentejones, “nidos”, etc., de manera que una recogida sistemática, capa a capa, de todos los ejemplares que en ella se encuentran debería asegurarnos la representatividad de la muestra. Esta premisa se cumple siempre y cuando trabajemos en secciones estratigráficas no condensadas y con ejemplares que no hayan sufrido procesos de reelaboración o resedimentación. Por otra parte, surge el problema del número mínimo de ejemplares necesarios para realizar un análisis que tenga validez estadística. En el caso ideal y para el grupo de los braquiópodos se ha estimado que este número no debe ser inferior a veinticinco individuos. Este valor es arbitrario y, por tanto, discutible. No obstante, la representatividad de una supuesta población no viene dada exclusivamente por el volumen de ejemplares, sino también por su disposición espacial (concentración en “nidos” en el seno de una capa), la ausencia de sesgo (presencia de individuos juveniles y adultos) y de transporte (autoctonía de los elementos conservados, sin evidencia de valvas disociadas ni de desgaste), así como por un estado de conservación que pueda permitir asegurar con cierta fiabilidad que el conjunto de rinconélidos registrado se encuentra en las proximidades de su medio de vida. Si se cumplen estas condiciones podemos considerar que los ejemplares constituyen una aproximación razonablemente válida a una hipotética población. Con este planteamiento se han seleccionado las muestras representativas de supuestas poblaciones sobre las que se ha basado el análisis multivariante realizado en este trabajo. Las poblaciones restantes han permitido caracterizar la variabilidad en el ámbito de las unidades bioestratigráficas.

#### Elección de los caracteres cuantitativos

Los individuos que componen una población pueden describirse a partir de un cierto número de caracteres morfológicos cuantitativos y/o cualitativos. Se han elegido los primeros por ser éstos los que van a reflejar con mayor exactitud el desarrollo ontogenético y porque permiten analizar los resultados con mayor objetividad. Para conocer la variación de un determinado carácter dentro de una población adulta tenemos que partir de la idea de que esa variación es de tipo continuo y responde a una curva normal. Además, el modo de crecimiento de los individuos obedece a unas reglas que pueden modelizarse a través de funciones matemáticas y que también pueden contribuir a estimar la variabilidad de las muestras estudiadas.

La definición de las variables empleadas se ha realizado sobre un sistema de ejes de referencia que pueda ser aplicado en todos los casos. Así pues, se han definido tres ejes ortogonales a partir de tres planos: el plano de la comisura, el plano de simetría



de la concha (perpendicular al anterior) y un tercer plano ortogonal a los otros dos. Este sistema de planos perpendiculares representa adecuadamente el espacio en el que se inscriben las conchas de los rinconélidos. A partir de él se han establecido los parámetros dimensionales y los índices de forma empleados en la descripción de las especies (figura 16).

Además de estas variables continuas se han medido otras variables discretas, como el número de costillas en la valva dorsal (por extensión, el número total de costillas) y el número de costillas situadas sobre el pliegue.

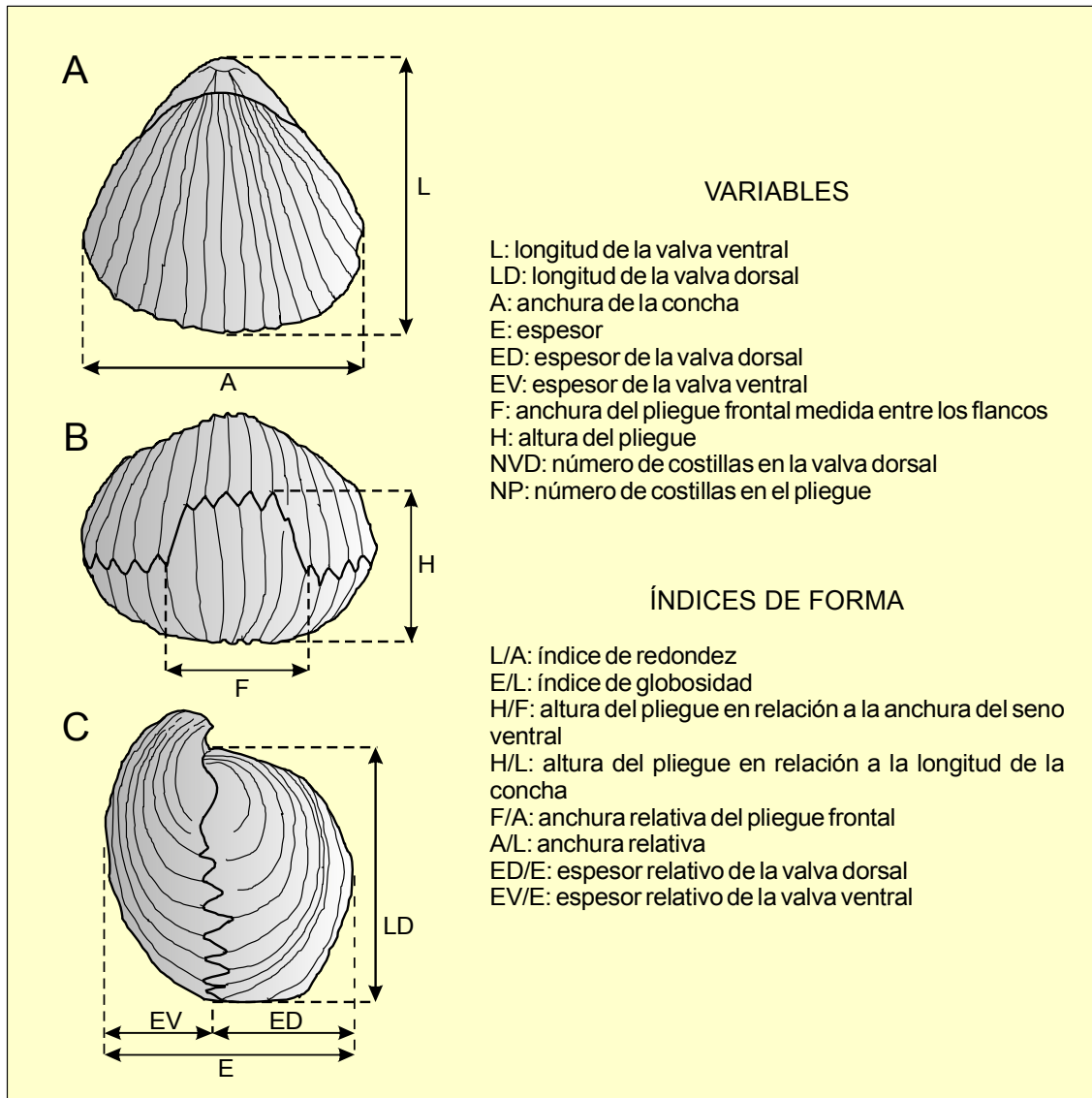


Figura 16. Variables dimensionales e índices de forma utilizados. A) Vista dorsal; B) vista frontal; C) vista lateral. Modificado de LAURIN (1984) y ALMÉRAS *et al.* (2007).

### Análisis univariante

Los métodos de análisis univariante permiten considerar una única variable dentro de un conjunto de datos. De este modo, podemos obtener la distribución de un sólo carácter en la muestra y comparar una única variable para los distintos grupos de datos. Su interés no es desdeñable puesto que los resultados proporcionan una serie de parámetros descriptivos objetivos de una muestra dada y permiten contrastar la homogeneidad en la distribución de los caracteres. Los estadísticos más empleados en este tipo de análisis son: la media, que indica la tendencia central alrededor de la cual se distribuyen los datos; la desviación estándar, que representa la dispersión de los datos en torno a la media y el coeficiente de variación, que expresa el grado de dispersión de las variables.

La representación de los datos obtenidos mediante este tipo de análisis suele sintetizarse en polígonos de frecuencia (histogramas) en un sistema de ejes coordenados, donde en abscisas se toma el valor del carácter específico medido y en ordenadas el número de individuos que presentan ese valor. En las descripciones sistemáticas realizadas en este trabajo hemos representado los valores medios de las variables medidas y su correspondiente desviación estándar considerando lotes de ejemplares de la misma especie pertenecientes también a la misma localidad, así como muestras representativas de poblaciones. Es innegable que las comparaciones biométricas entre individuos de la misma especie pertenecientes a distintos niveles estratigráficos introducen un sesgo importante en la interpretación de los datos. Sin embargo, hemos creído oportuno representar los promedios de las variables cuantitativas, así como sus intervalos de variación (valores máximos y mínimos) para acotar numéricamente en cada especie sus dimensiones (longitud, anchura, espesor, altura y anchura del pliegue), así como el número de costillas presente en la valva dorsal y en el pliegue y los índices de forma (redondez, globosidad, anchura relativa de la concha, anchura relativa del pliegue, etc.). Esta metodología de trabajo, muy útil para establecer unos valores de referencia en relación a la forma y al tamaño de los rinconélidos, es extensamente utilizada en braquiópodos jurásicos (ALMÉRAS & MOULAN, 1982, 1988; LAURIN, 1984; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000; ANDRADE, 2006; ALMÉRAS *et al.*, 2007), etc.

### Análisis bivariante

Los métodos de análisis bivariante permiten establecer las relaciones de dependencia o de no dependencia entre dos variables. Así pues, se comparan por pares los caracteres susceptibles de ser medidos y se llevan los resultados a un sistema de coordenadas x-y. Se obtienen de este modo nubes de puntos en las que cada individuo de la muestra estará representado por un valor en el eje de ordenadas y otro en el eje de abscisas. La amplitud de las fluctuaciones de estos puntos se puede representar por el coeficiente de correlación,  $r$ , que establece el grado de

interdependencia de las dos variables. Este coeficiente oscila entre -1 y +1; el valor 0 indica ausencia total de correlación. Los valores positivos de  $r$  indican que las variaciones de los parámetros de partida se producen en el mismo sentido: se habla entonces de correlación directa y la línea de regresión muestra una tendencia ascendente hacia la derecha; si  $r$  es negativo, entonces la correlación es inversa y la línea de regresión resultaría descendente.

El grado de dependencia que se establece entre las dos variables analizadas por métodos bivariantes se relaciona con el tipo de crecimiento, el cual, a su vez, viene expresado por la ecuación de la línea de regresión.

Un gráfico bivalente permite establecer si existe una relación de crecimiento alométrico (puntos que siguen una línea curva) o isométrico (puntos que siguen una línea recta). Cuando el crecimiento es de tipo alométrico (figura 17), su representación gráfica es una curva exponencial que pasa por el origen de coordenadas. Su expresión es  $y = bx^a$ , donde  $x$  e  $y$  son las variables que están siendo consideradas, y  $b$  y  $a$  son dos parámetros matemáticos que varían de acuerdo con la naturaleza de la curva. El hecho de que la línea de crecimiento sea una curva indica que las dos variables crecen a distintas velocidades, y que la relación  $x/y$  cambia a medida que el animal crece (IMBRIE, 1956).

La ecuación de crecimiento alométrico  $y = bx^a$  da lugar a una curva exponencial que pasa por el origen de coordenadas y que indica una variación de forma durante el desarrollo ontogenético. El crecimiento es también alométrico cuando la ecuación es del tipo  $y = a+bx$ , donde  $b$  es la pendiente de la recta y  $a$  el valor del eje cuando  $x=0$ . Algunos autores (LAURIN, 1984) se refieren a este tipo de crecimiento como isométrico disarmónico. La representación gráfica de esta expresión es una recta que no pasa por el origen de coordenadas (figura 17).

El crecimiento isométrico se pone de manifiesto al observar nubes de puntos que se ajustan a rectas cuya expresión es  $y = bx$ . Es decir, sería un crecimiento alométrico en el que el exponente  $a$  es igual a 1. Este tipo de crecimiento isométrico, también llamado isométrico armónico, supone que no existe variación de forma durante la ontogenia. No obstante, y aunque el crecimiento de los braquiópodos es de tipo alométrico, es frecuente observar en algunos gráficos una marcada tendencia lineal que puede ser debida al sesgo de la muestra estudiada (por la falta de individuos o por la ausencia de los ejemplares juveniles) o bien a que la curvatura real de la recta es muy débil y queda enmascarada por la dispersión de los puntos. Este hecho puede inducir a error a la hora de interpretar los gráficos bivariantes, por lo que es importante considerarlo. Partiendo de la asunción de la alometría de crecimiento en los braquiópodos, y con objeto de evitar inexactitudes en la interpretación de los gráficos

bivariantes, en las representaciones de las nubes de puntos no se han ajustado las correspondientes curvas de regresión. De este modo podremos observar tendencias generales en la dispersión de los datos de las variables.

Asimismo, también es necesario tener en cuenta que cuando se comparan parámetros derivados en los que alguna de las variables se repite, la correlación resultante será debida a la presencia de una misma magnitud en cada uno de los ejes. Es el caso de los gráficos de índices en los que se compara E/L con A/L: el valor del coeficiente de correlación resultante estará sujeto a la influencia de la longitud (L) en ambas variables. Para evitar esta distorsión no se han representado gráficos con variables compartidas.

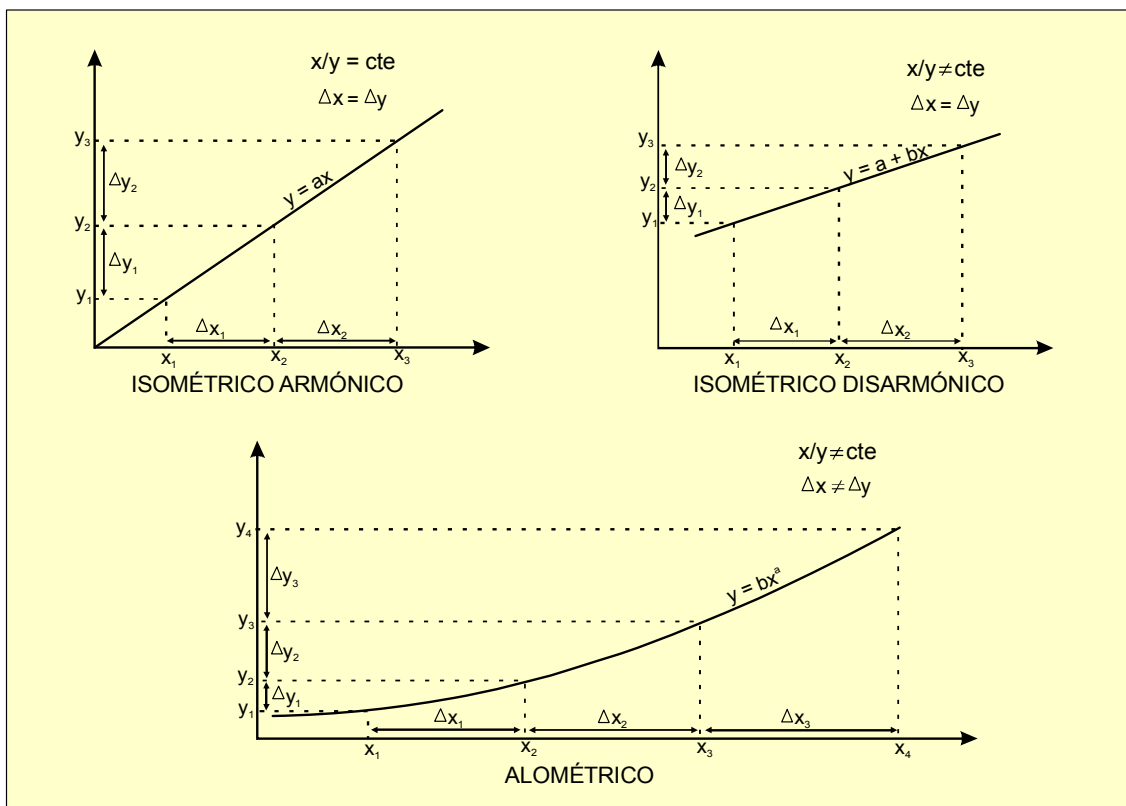


Figura 17. Tipos de crecimiento. En el caso del crecimiento armónico, la forma del individuo permanece constante al aumentar su tamaño. En el crecimiento disarmónico, la forma se modifica al aumentar el tamaño. En el crecimiento alométrico, forma y tamaño varían durante el desarrollo ontogenético. Modificado de LAURIN (1984).

La variación de un parámetro frente a otro en el tiempo es de vital importancia desde el punto de vista del desarrollo ontogenético, ya que el estudio de la ontogénesis se basa en la idea de que una sucesión de ejemplares de tamaño creciente representa los diversos estadios de desarrollo de un mismo individuo. En general, las

fluctuaciones individuales alteran ligeramente la que sería la línea de crecimiento de un único individuo.

En el material objeto de nuestro estudio se han desechado todos aquellos ejemplares que mostraban algún tipo de deformación, ya que como señalan WEBSTER & HUGHES (1999) las medidas sobre ejemplares fósiles han de tomarse con la seguridad (si no completa, al menos razonable en una primera aproximación) de que los individuos no estén deformados por transporte *post-mortem*, enterramiento, diagénesis o tectónica.

Al igual que los análisis univariantes, los métodos bivariantes tienen un gran potencial descriptivo que podemos utilizar para comparar muestras determinadas con ayuda de criterios objetivos. Como en cualquier método estadístico, los resultados serán tanto mejores cuanto mayor sea el volumen de datos empleado en el análisis.

#### Análisis multivariante

Como hemos comentado anteriormente, la estadística univariante nos permite conocer el comportamiento de una variable en una muestra o en una población, mientras que la estadística bivalente nos informa acerca de las leyes que pueden relacionar dos variables entre sí. Por su parte, el análisis multivariante permite tratar de forma simultánea un conjunto de variables medidas en una colección de individuos. La relación entre dos caracteres se expresa en un cuadro con dos dimensiones; pero una ecuación que relacione una variable con otras dos requiere una representación espacial, y con tres o más de tres supone un tratamiento matemático de espacios multidimensionales. Este procedimiento es posible gracias al procesamiento automático de los datos mediante programas informáticos específicos que permiten manejar un gran volumen de información.

La dificultad del empleo de las técnicas de análisis multivariante se centra, fundamentalmente, en la interpretación de los resultados, que no siempre son únicos y que serán válidos siempre que sean útiles.

En el capítulo 6 se abordará con más detalle el uso de las técnicas multivariantes con la aplicación de dos de sus métodos al análisis de poblaciones.

### 5.4 CRITERIOS DE CLASIFICACIÓN

Los caracteres empleados para el establecimiento de los géneros y especies descritos en este trabajo son los que tradicionalmente se utilizan en estudios de esta índole. Entre los externos podemos destacar la morfología del contorno en vistas dorsal y lateral, el grado de convexidad de las conchas, la morfología del pliegue y su

elevación, la morfología de la comisura anterior, el grado de recurvamiento del umbo y el tipo y la densidad de costulación. En este sentido, se ha demostrado que el esquema básico de la costulación permanece estable en algunas líneas filogenéticas (ANDRADE, 2006), si bien el número de costillas presentes en las valvas y en el pliegue es variable. Por otra parte, es obvio que en un grupo de organismos bentónicos como el de los braquiópodos estos caracteres son dependientes de las variaciones ambientales y pueden verse sensiblemente alterados en función de los factores selectivos del medio. Pero también es cierto que una vez detectadas las morfologías típicas que conciernen a cada grupo se pueden establecer rangos de variabilidad que encajen con ligeras modificaciones en ese modelo de partida. En cualquier caso, los caracteres que mayor valor sistemático ofrecen son aquellos que permanecen invariables en el tiempo o, al menos, que sufren modificaciones mucho más lentas puesto que no están afectados por factores ambientales. Éste es el caso de los caracteres internos, especialmente de la morfología del braquidio, cuya evolución en los riconélidos permite determinar las grandes líneas evolutivas dentro del grupo. También son muy significativos otros caracteres, como por ejemplo la presencia de collar peduncular o de septalio, la morfología de las láminas dentales o las características de la zona de articulación. Sin embargo, no hay que olvidar que el estudio de la morfología interna está muy condicionado por el grado de precisión con el que se realicen las secciones seriadas, lo que al mismo tiempo depende de la habilidad del investigador en la aplicación de esta técnica.

## 5.5 SISTEMÁTICA DESCRIPTIVA

### Filo Brachiopoda DUMÉRIL, 1806

#### Subfilo Rhynchonelliformea WILLIAMS, CARLSON, BRUNTON, HOLMER & POPOV, 1996

#### Clase Rhynchonellata WILLIAMS, CARLSON, BRUNTON, HOLMER & POPOV, 1996

#### Orden RHYNCHONELLIDA KUHN, 1949

#### Superfamilia WELLERELLOIDEA LICHAREW, 1956

#### Familia WELLERELLIDAE LICHAREW *in* RZHONSNITSKAYA, 1956

#### Subfamilia CIRPINAE AGER, 1965b

### Género *Cirpa* DE GREGORIO, 1930

1930. *Cirpa* DE GREGORIO, pág. 40.

1958. *Cirpa* DE GREGORIO. AGER, pág. 51

1965b. *Cirpa* DE GREGORIO. AGER, pág. H606.

1967a. *Cirpa* DE GREGORIO. AGER, pág. 161.

1969. *Cirpa* DE GREGORIO. SUČIĆ-PROTIĆ, pág. 83.

1972. *Cirpa* DE GREGORIO. AGER, CHILDS & PEARSON, págs. 183, 185-186, fig. 3.

2002. *Cirpa* DE GREGORIO. SAVAGE, MANCENIDO & OWEN, pág. 1263.

Especie tipo: *Rhynchonella (Cirpa) primitiva* DE GREGORIO, 1930 (= *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO, 1874).

Diagnosis original (DE GREGORIO, 1930, pág. 40)

*Rhynchonelle depresse, achiacciate, aventi la commissura non angolosa ma piana per una specie di troncatura; infatti le valve non si uniscono per l'orlo del margine regolarmente, ma avvicinandosi al margine si contorcono ad angolo formando come una scatoleita.*

Diagnosis enmendada (AGER, 1958, pág. 51)

Rinconélidos de tamaño medio. Contorno subtrigonal aplastado anteriormente y considerablemente rectangular en vista anterior. Pliegue y seno bajos pero claramente definidos. Pocas costillas, robustas y afiladas. Umbo pequeño, de submesotírido a mesotírido, con planáreas marcadas. Placas deltidiales dobles. Placas cardinales planas. Septo medio muy corto. Crura radulifer.

Descripción (SAVAGE *et al.*, 2002, pág. 1263)

Tamaño medio, contorno de subtriangular a subpentagonal, dorsibiconvexos, con la zona anterior rectangular y aplastada. Pliegue poco elevado. Costillas escasas, agudas y fuertes. Umbo pequeño, con planáreas de límites poco definidos. Placas cardinales planas y fusionadas; septo medio dorsal muy corto; dientes crenulados. Crura de tipo hamiforme.

Especies referidas al género (AGER, 1958; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000):

- *Rhynchonella variabilis* SCHLOTHEIM, 1813, lám. 1, fig. 4.
- *Rhynchonella boscensis* REYNÈS, 1868, pág. 101, lám. 4, fig. 4.
- *Terebratula triplicata fronto* QUENSTEDT, 1871, pág. 71, lám. 37, figs. 177-183.
- *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO, 1874, pág. 77, lám. 11, figs. 19-22.
- *Rhynchonella subcostellata* GEMMELLARO, 1878, pág. 422, lám. 31, figs. 75-78.
- *Rhynchonella latifrons* STUR in GEYER, 1889, lám. 6, figs. 25-31.
- *Rhynchonella (Cirpa) primitiva* DE GREGORIO, 1930, pág. 40, lám. 9, figs. 14-15.
- *Rhynchonella (Cirpa) seconda* DE GREGORIO, 1930, pág. 40, lám. 9, figs. 16-17.
- *Rhynchonella planifrons* ORMÓS, 1937, lám. 1, fig. 19.
- *Cirpa langi* AGER, 1958, pág. 57, lám. 5, fig. 4.
- *Cirpa slovenica* (SIBLIK, 1967a), lám. 9, figs. 1-3.

Descripción: caracteres externos (AGER, 1958, pág. 51)

El género *Cirpa* incluye rinconélidos de tamaño medio, con contorno de subtrigonal a ovalado lateralmente con ángulos redondeados en la parte anterior, que aparece aplastada. Las conchas son relativamente gruesas. En vista lateral, las valvas están algo deprimidas por debajo de la región umbonal, en la que suelen ser biconvexas.

Comisura anterior con una uniplicación marcada y un pliegue poco elevado. Costulación escasa, constituida por costillas fuertes de tipo *quadrata* a *tetrahedra*. No existe área posterior lisa. Umbo pequeño e incurvado con foramen de submesotírido a mesotírido.

Descripción: caracteres internos (AGER, 1958, págs. 51-52)

Cavidad umbonal subcuadrangular, con láminas dentales bien desarrolladas que divergen ligeramente en sentido dorsal. Las placas deltidiales son dobles y normalmente aparecen fusionadas con las láminas dentales. Cavidades umbonales laterales de contorno subcircular. A menudo aparece collar peduncular. Los dientes son rectos, expandidos lateralmente y fuertemente crenulados. Presencia de dentículos cortos y fuertes. Placas cardinales fusionadas sin desarrollo de septalio. Borde interno de las fosetas muy bien desarrollado. El borde externo lo está en menor medida. Presencia de fosetas accesorias poco profundas. Septo medio muy corto. Crura radulifer, convergente hacia la valva ventral, con bordes distales expandidos.

Discusión

El género *Cirpa* fue definido en 1930 por DE GREGORIO como un subgénero de "*Rhynchonella*". AGER (1958) planteó el problema de la escasez de material atribuido a *Cirpa* en el Jurásico británico, lo que le impidió revisar el género en profundidad. No obstante, el carácter que parece más distintivo en estos rinconélidos es la presencia de un borde anterior truncado que no ha sido observado en ningún otro rinconélido del Jurásico Inferior, a excepción de algunas formas de *Piarorhynchia* BUCKMAN, 1918, género al que también se asemeja en algunos caracteres internos, concretamente en la ausencia de septalio. Otro género con caracteres similares a *Cirpa* es *Rudirhynchia* BUCKMAN, 1918, cuya morfología general y tipo de costulación son tan semejantes a los de *Cirpa* que durante mucho tiempo se le confundió con este género.

Distribución geográfica y estratigráfica

Hasta el momento se ha citado en Italia, Suiza, Alemania, Reino Unido, Francia, España, Austria, Hungría, Chequia, Eslovaquia, Yugoslavia, Rumania, Crimea, Turquía, Argelia, Indonesia, Nueva Zelanda (?) y Argentina.

El género *Cirpa* se registra desde el Sinemuriense Superior hasta el Pliensbachense Superior, desde la Zona Raricostatum hasta la Zona Spinatum.



***Cirpa cf. briseis* (GEMMELLARO, 1874)**

Tabla 3  
Lámina 1, figuras 2-3

1874. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO, pág. 77, lám. 11, figs. 19-22.
1884. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. HAAS, pág. 4, lám. 1, figs. 3, 5-6.
- non 1884. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. PARONA, pág. 244, lám. 2, figs. 10-20; lám. 3, figs. 1-2 (= ?*Cirpa primitiva* DE GREGORIO).
1887. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. HAAS, pág. 77, lám. 5, figs. 16-18; lám. 6, figs. 1-11.
1891. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. DI STEFANO, pág. 208, lám. 3, figs. 9-13.
- non 1892. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. PARONA, pág. 29, lám. 2, figs. 1-8.
1897. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. BÖSE, pág. 184, lám. 13, fig. 20.
1910. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. PRINCIPI, pág. 78, lám. 3, fig. 3.
- ? 1911. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. DE TONI, pág. 15.
1917. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. ROLLIER, pág. 107.
1920. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. DARESTE DE LA CHAVANNE, pág. 15, lám. 1, fig. 3; lám. 3, fig. 2.
- ? 1923. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. FALLOT & BLANCHET, pág. 93.
- 1919-1926. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. DE BRUN & VEDEL, pág. 101, lám. 1, figs. 13, 16.
- ? 1930. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. DARESTE DE LA CHAVANNE, pág. 38.
1934. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. DE BRUN & MARCELIN, pág. 422.
1958. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). AGER, pág. 52, text-fig. 28.
- non 1960. *Rhynchonella briseis* GEMMELLARO. GOURION, pág. 86, lám. 2, fig. 1.
1967. *Cirpa fronto* (QUENSTEDT) *briseis* (GEMMELLARO). SACCHI VIALI & CANTALUPPI, pág. 73, lám. 11, figs. 1-3.
1969. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). REVERT, lám. 1, fig. 3.
1971. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). REVERT, pág. 211 y fig. 2.
1973. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). REVERT & TCHOUMATCHENCO, págs. 185-186; tabla 1.
1978. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). BENIGNI, pág. 139, lám. 14, fig. 1.
1980. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). ZARDINI, lám. 10, fig. 10.
1983. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). GIOVANNONI, pág. 207, lám. 2, figs. 4-6.
1990. *Rudirhynchia rudis* BUCKMAN. ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 7.
1991. *Rudirhynchia rudis* BUCKMAN. ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 8 y fig. 2.
- non 1993. *Cirpa cf. briseis* (GEMMELLARO). MANCENIDO, pág. 83, lám. 1, fig. 6.
1997. *Rudirhynchia rudis* BUCKMAN. ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 171, lám. 29, fig. 6.
2000. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 104, lám. 11, figs. 7-10.
2003. *Cirpa cf. briseis* (GEMMELLARO). VÖROS, SZABÓ, DULAI, SZENTE, EBLI & LOBITZER, lám. 6, figs. 13-15; lám. 8, figs. 18-19.
2004. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). BAEZA-CARRATALÁ, pág. 211, fig. 2 (1a-c).
2008. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). BAEZA-CARRATALÁ, págs. 792-793, figs. 5-9.
2010. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.
2010. *Cirpa briseis* (GEMMELLARO). MANDL, DULAI, SCHLÖGL, SIBLIK, SZABÓ, SZENTE & VÖRÖS, lám. 7, fig. 1.

Diagnosis

Rinconélidos de tamaño medio y contorno de triangular a ovalado truncado en el borde anterior. Pliegue frontal de elevación media, de morfología generalmente rectangular por ser mayor su anchura que su desarrollo en la vertical. La valva dorsal presenta un cierto aplastamiento en su parte anterior. El eje de anchura máxima se sitúa en el primer tercio de la concha. Las costillas son fuertes y agudas y recorren la superficie

de las valvas, no habiéndose observado área posterior lisa. Umbo pequeño, ligeramente incurvado. No se ha podido estudiar su morfología interna.

#### Ejemplar tipo

Tiene categoría de lectotipo y corresponde a la fig. 20, lám. 11 de GEMMELLARO (1874).

#### Material

La especie *C. briseis* únicamente se ha registrado en dos niveles de la sección de Castrovido, donde se han encontrado cuatro ejemplares, dos en buen estado de conservación y dos incompletos.

SECCIÓN	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	4	2

#### Dimensiones

Dada la baja representatividad de la muestra no se han realizado tablas dimensionales, si bien en la tabla 3 se indican los valores de las variables medidas en los dos ejemplares mejor conservados.

En todas las tablas dimensionales que se presentan en este trabajo las siglas en mayúscula corresponden a las siguientes variables: A: anchura; LD: longitud de la valva dorsal; L: longitud de la valva peduncular; E: espesor; ED: espesor de la valva dorsal; EV: espesor de la valva peduncular; F: anchura del pliegue frontal; H: altura del pliegue frontal; NVD: número de costillas en la valva dorsal; NP: número de costillas en el pliegue. Todas las dimensiones están expresadas en mm.

	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
CA-242/5	16,17	13,40	16,34	10,71	5,85	4,86	7,44	5,27	19	5
CA-242/6	15,67	13,34	14,67	11,24	7,47	3,77	9,53	7,62	18	5

Tabla 3. Dimensiones de los ejemplares de *C. briseis*.

#### Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño medio. En vista dorsal se caracterizan por presentar un contorno triangular truncado en el borde anterior. En los dos ejemplares considerados, la anchura es ligeramente mayor que la longitud o bastante similar, siendo el espesor la dimensión menor. De dorsibiconvexos a biconvexos, con el eje de anchura máxima situado en el primer tercio anterior de la concha. El pliegue frontal está poco elevado, siendo su anchura mayor que su altura. Los flancos del pliegue son convergentes. La región de la comisura frontal presenta un aspecto ligeramente aplastado que es muy característico del género. La costulación recubre toda la superficie de las valvas, no habiéndose observado área posterior lisa. Está formada por costillas agudas y bien marcadas de tipo *tetrahedra*. En los dos ejemplares en los que se han podido medir

sus dimensiones se han encontrado 18 y 19 costillas en la valva dorsal y 5 en el pliegue.

Umbo pequeño, ligeramente incurvado. Debido a la deficiente conservación del material no se han podido observar con detalle ni el foramen ni las placas deltidiales, ni tampoco detectar la presencia de planáreas bien desarrolladas y características del género según AGER (1958).

#### Caracteres internos

No se han realizado secciones seriadas de esta especie por el escaso número de ejemplares atribuidos.

#### Discusión

La escasez de ejemplares atribuidos a esta especie no ha permitido estudiar su variabilidad, observándose además algunas diferencias con la especie tipo, como por ejemplo una densidad de costulación mayor y una globosidad de las valvas más acentuada. Por esta razón se ha preferido dejar la atribución de *C. briseis* en nomenclatura abierta hasta que se pueda contar con un mayor número de ejemplares que permitan estudiar su morfología interna y validar su clasificación.

Como se puede ver en la sinonimia, la especie *C. briseis* se ha asignado en varias ocasiones a *Rudirhynchia rudis* BUCKMAN, 1918, una forma muy próxima en cuanto a la morfología y al tipo de costulación. Esta confusión en la atribución taxonómica ha podido ser resuelta a partir del estudio sistemático de los caracteres internos, que se han revelado determinantes para la separación entre ambas especies. En *Cirpa* las placas deltidiales aparecen desdobladas, no existe septalio y las placas cardinales están fusionadas, mientras que en *Rudirhynchia*, el septalio está presente y el septo medio tiene un buen desarrollo.

Por lo que se refiere a las afinidades de *C. briseis* con otras especies atribuidas al género, *C. fronto* (QUENSTEDT, 1871), una forma que se registra del Sinemuriense Superior hasta el Pliensbachense Inferior (desde la Zona Raricostatum hasta la Zona Davoei), presenta bastantes similitudes, si bien difiere de la primera por presentar unas conchas de mayor espesor, un seno ventral cuadrado que en vista frontal muestra flancos verticales y una densidad de costulación menor (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). Asimismo, VÖRÖS *et al.* (2003) señalan la dificultad que entraña en ocasiones distinguir *C. briseis* de *C. variabilis* (SCHLOTHEIM, 1813), dado que esta última especie está sujeta a una interpretación muy compleja derivada de su elevada variabilidad.

*C. langi* AGER, 1958, citada en la Zona Spinatum del Pliensbachense Superior, se diferencia de *C. briseis* por su contorno subcircular, poco frecuente para el género, y

por el mayor aplastamiento de la valva dorsal en la región anterior (AGER, 1958). Asimismo, suele presentar un mayor número de costillas y una anchura también mayor.

Por último, *C. primitiva*, especie tipo del género, *C. fronto* y *C. briseis* constituyen un conjunto de formas incluidas inicialmente en "*Rhynchonella*" *variabilis* (SCHLOTHEIM, 1813). Esta última denominación se ha utilizado de forma indiscriminada para designar diferentes especies y debería ser considerada como un *nomen dubium* (AGER, 1958; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000).

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Italia (Sicilia, Venecia, Bolzano y región del Véneto); Suiza (Tesino y Alpes Vaudoises); Francia (región de Languedoc-Rosellón, bordure vivaro-cévenole, Causses y Pirineos); Magreb (Guelma y Oujda); Austria (sur de Totes Gebirge); España: Sierra de Cardó (Tarragona), Asturias y Alicante.

En Italia, se ha citado en las capas con *Linguithyrus aspasia* (ZITTEL, 1869) del Lías medio (GEMMELLARO, 1874; DI STEFANO, 1891; BÖSE, 1897; GIOVANNONI, 1983); en el Lías inferior-medio (HAAS, 1884); y en el Lías medio (SACCHI VIALI & CANTALUPPI, 1967; BENIGNI, 1978; ZARDINI, 1980).

En Suiza, en las capas con *L. aspasia* del Lías medio (HAAS, 1887); en el Lías ð (Pliensbachien Inferior: QUENSTEDT, 1871; HAAS, 1887).

En Francia, en la parte alta del Pliensbachien Inferior (DE BRUN & VEDEL, 1926); en el Pliensbachien Superior (DE BRUN & MARCELIN, 1934); en la parte terminal del Pliensbachien Inferior (REVERT, 1969); en el Pliensbachien, desde la Zona Davoei hasta la Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus (REVERT, 1971).

En el Magreb, en la parte alta del Pliensbachien Inferior o en la base del Pliensbachien Superior (DARESTE DE LA CHAVANNE, 1920); Lías medio (DARESTE DE LA CHAVANNE, 1930).

En los Pirineos franco-españoles, desde la parte terminal del Pliensbachien Inferior (Zona Davoei, Subzona Figulinum *p.p.*) hasta el Pliensbachien Superior (Zona Margaritatus, parte inferior de la Subzona Subnodosus: ALMÉRAS *et al.*, 1991, 1997). En los Pirineos franceses (zona de Languedoc), en la Zona Margaritatus, Subzona Stokesi (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). Una vez solucionado el problema de identificación entre las especies *R. rudis* y *C. briseis*, ALMÉRAS & FAURÉ (pág. 106, 2000) proponen que la designación de la Zona de Rudirhynchia rudis en la zonación de braquiópodos liásicos en el dominio N del Tethys francés (ALMÉRAS *et al.*, 1997, tabla XVIII a-b) debe

ser reemplazada por la Zona de Cirpa briseis. La extensión vertical de la Zona de Rudirhynchia rudis es equiparable a la de la Zona de Cirpa briseis, con excepción de las subzonas Capricornus y Maculatum de la Zona Davoei.

En Austria, en el Pliensbachense de la localidad de Klaus, al sur de Totes Gebirge (MANDL *et al.*, 2010).

En España, en el Pliensbachense Superior de la Sierra del Reclot, Alicante (AZÉMA, 1977); en el Pliensbachense de Cerro de La Cruz, Novelda y La Romana (IÑESTA, 1988; 1999); en el Pliensbachense Superior del Subbético Oriental (BAEZA-CARRATALÁ, 2008); en los afloramientos de la costa asturiana, COMAS-RENGIFO *et al.* (2008) y COMAS-RENGIFO & GOY (2010) la han identificado a lo largo de toda la Zona Davoei y hasta el comienzo de la Zona Margaritatus.

En este trabajo, *C. briseis* se cita por primera vez en la Cordillera Ibérica. Se ha encontrado en un nivel de la Zona Davoei y en otro de transición entre las zonas Davoei-Margaritatus de la sección de Castrovido.

#### **Superfamilia Rhynchonelloidea d'ORBIGNY, 1847**

#### **Familia Rhynchonellidae d'ORBIGNY, 1847**

#### **Subfamilia Davanirhynchiinae OVCHARENKO, 1983**

#### **Género *Furcirhynchia* BUCKMAN, 1918**

- 1914. *Furcirhynchia* BUCKMAN, pág. 2 (*nomen nudum*).
- 1915. *Furcirhynchia* BUCKMAN, pág. 77 (*nomen nudum*).
- 1918. *Furcirhynchia* BUCKMAN, pág. 59.
- 1958. *Furcirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 68.
- 1965b. *Furcirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. H617.
- 2002. *Furcirhynchia* BUCKMAN. SAVAGE, MANCENIDO & OWEN, pág. 1301.

Especie tipo: *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN, 1918.

Diagnosis enmendada (AGER, 1958, pág. 68)

Rinconélidos de tamaño medio, con contorno de circular a subtrigonal, cinocéfalos. Uniplicación aguda. Costillas fuertes. Umbo bien desarrollado, erecto, con foramen ancho, ovalado, de hipotírido a submesotírido. Placas cardinales horizontales con septalio poco profundo. Crura radulifer.

Descripción (SAVAGE *et al.*, 2002, pág. 1301)

Tamaño de pequeño a medio, contorno ovalado transversalmente o subtrigonal, de equibiconvexos a dorsibiconvexos, deprimidos o subcinocéfalos. Zona posterior de la

concha con *capillae*; pocas costillas, fuertes y agudas, en la región anterior. Umbo robusto, erecto, con un foramen grande y ovalado. Septo medio dorsal largo; placas cardinales horizontales, con septalio profundo. Crura raduliforme.

Especies referidas al género (AGER, 1958, pág. 69):

- *F. furcillata* (VON BUCH, 1835), pág. 43; 1838, lám. 14, fig. 13.
- *F. striata* (QUENSTEDT, 1858), pág. 141, lám. 17, figs. 32-33.
- *F. laevigata* (QUENSTEDT, 1858), pág. 141, lám. 17, figs. 34-36.
- *F. haresfieldensis* (ROLLIER, 1917), pág. 114.
- *F. furcata* BUCKMAN, 1918, pág. 229, lám. 13, fig. 16.
- *F. parviplicata* (BUCKMAN, 1918), pág. 229, lám. 13, fig. 22.
- *F. ilminsterensis* AGER, 1958, pág. 73, lám. 6, figs. 6-8; lám. 7, fig. 1.
- *F. melvillei* AGER, 1958, pág. 74, lám. 7, figs. 2-4.

Descripción: caracteres externos (AGER, 1958, pág. 69)

Rinconélidos de tamaño medio y contorno circular, ovalado o subtrigonal. En vista lateral el contorno oscila desde deprimido y casi subrectangular hasta cinocéfalo y trigonal. En los primeros estadios de crecimiento la concha es casi biconvexa, si bien la valva ventral se va aplanando, mientras que la dorsal se abomba. En algunas especies el pliegue está muy elevado, dando a la concha un aspecto cinocéfalo. La uniplicación está siempre muy marcada. Costillas muy fuertes de tipo *tetrahedra* que recubren la totalidad de la superficie de la concha, no existiendo área posterior lisa. Presencia de *capillae*. El umbo es muy característico: ancho, erecto y con aristas laterales bastante pronunciadas. El deltirio está expuesto. Es estrecho, con placas deltidiales conjuntas y un foramen ovalado.

Descripción: caracteres internos (AGER, 1958, pág. 69)

Cavidad umbonal ancha. Láminas dentales divergentes anterior y ventralmente. Cavidades laterales semicirculares. A veces se observa un collar peduncular muy corto. Placas deltidiales bien desarrolladas y a menudo dobladas. Dientes bastante pequeños, crenulados y expandidos lateralmente. Dentículos cortos. Septalio ancho y poco profundo y septo medio excepcionalmente largo. Placas cardinales subhorizontales. Fosetas anchas. Crura de tipo radulifer de morfología triangular en sección.

Discusión

*Furcirhynchia* parece ser un género muy próximo a *Rimirhynchia* BUCKMAN, 1918. Quizás la diferencia más importante estriben en que el primero presenta un umbo prácticamente erecto que deja expuesto el deltirio, mientras que el umbo de *Rimirhynchia* está muy incurvado de manera que el deltirio queda oculto (AGER, 1958). Para nosotros no ha resultado complicada la identificación del género entre el conjunto

de rinconélidos estudiado, ya que los caracteres externos resultan lo suficientemente distintivos como para separarlo de los restantes taxones.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

El género *Furcirhynchia* parece tener una distribución espacial muy restringida. Hasta el momento se ha encontrado en Reino Unido, Francia, Alemania, Eslovaquia, Italia, Austria, Suiza (?), Canadá occidental, Siberia, Japón, Indonesia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, Argentina y Chile (?).

Este género se encuentra en un intervalo temporal que abarca todo el Jurásico Inferior, desde el Hettangiense hasta el Toarciense.

### ***Furcirhynchia furcata* BUCKMAN, 1918**

Tabla 4  
Lámina 1, figuras 4-6

1918. *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN. Pág. 229, lám. 13, fig. 16a.  
1958. *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN. AGER, pág. 70, lám. 6, figs. 5a-c.  
1981. *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN. FAURÉ, pág. 139.  
1990. *Furcirhynchia furcillata* (VON BUCH). ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 7  
2000. *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN. ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 18, figs. 3-4.  
2010. *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN. ALMÉRAS, BÉCAUD & COUGNON., lám. 2, fig. 8.

#### Diagnosis

Rinconélidos de tamaño medio, de contorno subcircular a ovalado lateralmente, deprimidos en vista lateral. El pliegue se eleva poco y es muy amplio. Costillas agudas, gruesas y poco numerosas de tipo *tetrahedra*. Presencia de numerosos *capillae* que recubren la mitad posterior de la concha. No se ha podido estudiar su morfología interna.

#### Ejemplar tipo

Tiene categoría de holotipo y corresponde a la lám. 13, fig. 16a de BUCKMAN (1918). Fue refigurado por AGER (1958), lám. 6, figs. 5a-c. Procede de Thorncombe Beacon (Dorset, Reino Unido) y su edad es Pliensbachense Superior (Zona Margaritatus). Las dimensiones del holotipo son: L=17,1 mm, A=22 mm y E=13,5 mm.

#### Material estudiado

Sólo se han encontrado cuatro ejemplares procedentes de un único nivel de la Zona Margaritatus en la sección de Castrovido.

SECCIÓN	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	4	3

### Dimensiones

Debido al bajo número de ejemplares de *F. furcata* de los que se dispone no se han calculado los valores medios de las variables consideradas. En la tabla 4 se recogen las dimensiones de los tres ejemplares medidos.

	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
CA-326/2	17,73	15,39	17,83	10,60	8,31	2,29	12,07	7,93	8	3
CA-326/3	19,87	15,22	17,22	14,10	9,28	4,82	13,57	11,15	8	3
CA-326/4	19,52	14,29	17,59	10,47	6,45	4,02	13,53	7,76	10	5

Tabla 4. Dimensiones de los ejemplares de *F. furcata*.

### Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño medio, de contorno subcircular (1 ejemplar) o bien ovalado lateralmente (3 ejemplares). La dimensión menor corresponde al espesor, siendo la anchura mayor que la longitud (con excepción de uno de los ejemplares, en el que la anchura es ligeramente menor que la longitud: ver tabla 4). En vista lateral, las valvas suelen aparecer algo aplastadas, siendo la dorsal un poco más convexa que la ventral. El eje de anchura máxima se sitúa aproximadamente hacia la parte media de la longitud total de las conchas, excepto en el ejemplar CA-326/2, en el que está levemente desplazado hacia la región anterior. Pliegue bajo y amplio con flancos convergentes.

La parte posterior de la concha está ornamentada con entre 25 y 40 *capillae* muy finos que se prolongan hasta el comienzo de la uniplicación frontal, siendo entonces sustituidos por 8-10 costillas muy gruesas y agudas, de tipo *tetrahedra*, de las que entre 3 y 5 se localizan en el pliegue. Umbo pequeño, subrecto. En los ejemplares estudiados no se han podido observar las placas deltidiales.

### Caracteres internos

La escasez de ejemplares de esta especie no hace aconsejable la realización de secciones seriadas para el estudio de la morfología interna.

### Discusión

Algunos autores (AGER, 1958; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000) proponen que *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN se incluya en la sinonimia de *Furcirhynchia furcillata* (VON BUCH, 1835 y 1838, lám. 14, fig. 13). La denominación de *F. furcillata* se ha empleado tradicionalmente para todas aquellas formas de la parte alta del Sinemuriense Superior y del Pliensbachense que presentaban la ornamentación típica del género *Furcirhynchia*. Dado que el ejemplar tipo de *F. furcillata* no se ha encontrado en las colecciones de BUCKMAN conservadas en Berlín, AGER (1958, pág. 72) propuso mantener la especie *F. furcata* definida por BUCKMAN como una especie distinta, puesto que la verdadera *F. furcillata* se asigna al Toarciense. A pesar de que el holotipo de *F. furcata* corresponde a la Zona Margaritatus del Pliensbachense



Superior de Dorset (Reino Unido), AGER (1958, pág. 71) afirma que “esta especie es más común en el Charmutiense de esa localidad y quizás mucho más frecuente en la Zona Jamesoni de las proximidades de Radstock y en la Zona Ibex del área de Gloucestershire.” Por consiguiente, la asignación de distribuciones estratigráficas distintas para las dos especies (*F. furcata* más antigua y *F. furcillata* algo más moderna) es el argumento que hizo inclinarse a AGER en su consideración de especies diferentes.

Sin embargo, ALMÉRAS & FAURÉ (2000, pág. 173) no comparten la opinión de este autor y apuntan que las afinidades morfológicas entre las dos especies las convierten, si no en la misma, en formas sincrónicas. Argumentan que la asignación temporal atribuida al holotipo de *F. furcillata* (Lías Superior y, por tanto, más reciente que la asignada a *F. furcata*) no debe ser un criterio válido para el mantenimiento de las dos especies, dado que VON BUCH (1835) sitúa su especie “junto con *Rhynchonella* (=Rimrhynchia) rimosa en las capas margosas superiores del Lías, en la quebrada de Pliensbach, cerca de Boll y de otras localidades”, lo que parece indicar que en realidad su edad es Pliensbachense *sensu* Lías medio (Pliensbachense Superior), y no Lías Superior (Toarciense). Asimismo, cuentan con numeroso material procedente de Lyon atribuido a *F. furcillata*, cuya edad corresponde a la parte alta del Pliensbachense Inferior y al Pliensbachense Superior.

En nuestra opinión, los autores franceses podrían estar en lo cierto ya que, si bien los cuatro ejemplares estudiados en este trabajo muestran la ornamentación y la morfología general típicas de *F. furcata*, su edad encajaría con la asignada a *F. furcillata*, especie por otra parte con caracteres externos muy similares a los de la primera. Puesto que ALMÉRAS & FAURÉ (2000) citan la especie *F. furcata* en la Zona Margaritatus, Subzona Stokesi, el holotipo procede de la misma zona (AGER, 1958, lám. 6, fig. 5) y nuestro material también, mantenemos la atribución de *F. furcata* a la espera de encontrar más material que nos permita realizar un estudio más exhaustivo de la especie.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Hasta el momento, esta especie se ha citado en Reino Unido, Francia y España.

Como ya se ha comentado en el apartado de discusión, existe cierta controversia, derivada de discrepancias en el establecimiento de la edad, con la atribución de *F. furcata* a otra especie de características muy similares, *F. furcillata*. En Castrovido, única sección en la que se ha identificado esta especie, *F. furcata* se ha reconocido exclusivamente en un nivel de la Zona Margaritatus. Esta distribución estratigráfica coincide con la propuesta para la especie por AGER (1958) en Reino Unido; ALMÉRAS & FAURÉ (2000) en los Pirineos franco-españoles y ALMÉRAS *et al.* (2010) en la zona

sur del Macizo Armoricano (Francia). En la Cordillera Ibérica se cita por primera vez en este trabajo.

**Superfamilia Hemithiridoidea RZHONSNITSKAIA, 1956**

**Familia Cyclothyrididae MAKRIDIN, 1955**

**Subfamilia Cyclothyridinae MAKRIDIN, 1955**

**Género ?*Squamirhynchia* BUCKMAN, 1918**

1914. *Squamirhynchia* BUCKMAN, pág. 2 (*nomen nudum*).  
1915. *Squamirhynchia* BUCKMAN, pág. 77 (*nomen nudum*).  
1918. *Squamirhynchia* BUCKMAN, pág. 63.  
1965b. *Squamirhynchia* BUCKMAN. AGER, págs. H607-H608.  
1967a. *Squamirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 141.  
2002. ?*Squamirhynchia* BUCKMAN. SAVAGE, MANCENIDO & OWEN, pág. 1337.

Especie tipo: *Terebratula triplicata squamiplex* (QUENSTEDT, 1871).

Diagnosis original (BUCKMAN, 1918, pág. 63)

*Relatively big beak; subcircular foramen; big deltidial plates; flattened dorsal valve with remains of norella-stage in umbo; the shell is completely ribbed and squamiplicate; short, parallel and disjunct dental plates; a triangular ventral muscle-area; obsolete dorsal septum; dorsal muscle-scars arranged in a half-moon pattern.*

Diagnosis original traducida (BUCKMAN, 1918, pág. 63)

Umbo relativamente grande; foramen subcircular; placas deltidiales grandes; valva dorsal aplastada; concha completamente costulada y escuamiplegada; láminas dentales cortas, paralelas y disjuntas; área muscular ventral triangular; impresiones musculares dorsales dispuestas en forma de media luna.

Diagnosis enmendada (AGER, 1967a, pág. 141)

Rinconélidos de tamaño medio, ligeramente deprimidos, con pliegue poco elevado. Costillas fuertes que muestran divisiones tempranas. No se ha observado estadio posterior liso. Umbo fuerte, erecto, con un foramen grande. Septo corto pero persistente. Placas cardinales grandes y fusionadas; septalio profundo desarrollado anteriormente. Crura prefalcifer, cóncava dorsalmente y con bordes distales en forma de diábolo. Placas deltidiales dobles.

Descripción (SAVAGE *et al.*, 2002, pág. 1337)

Tamaño medio, de equibiconvexo a dorsibiconvexo. Valva dorsal casi lisa, con uniplicación y pliegue bajo. Costillas marcadas (de 3 a 6 en el pliegue central) en las que se observan ramificaciones tempranas sin estadio liso. Umbo fuerte, erecto, con

un foramen ancho. Septo corto y persistente, septalio poco profundo, crura de tipo canaliforme, cóncava dorsalmente o con forma de diábolo en los bordes distales.

#### Especies referidas al género

- *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT, 1871), pág. 72, lám. 38, fig. 7.

#### Descripción: caracteres externos (AGER, 1967a, pág. 141)

Rinconélidos de tamaño medio, con contorno de subpentagonal a triangular, con ángulos redondeados y ligeramente globosos en vista lateral. Biconvexos. En ocasiones presentan un débil aplastamiento en la región anterior, similar al descrito para el género *Cirpa*. Pliegue bajo. Costillas escasas, robustas y agudas, de tipo *grandis* o *tetrahedra*. Umbo desde erecto a muy ligeramente incurvado. Interáreas bien desarrolladas. Foramen grande, ovalado y submesotírido.

#### Descripción: caracteres internos (AGER, 1967a, pág. 141)

Cavidad umbonal ventral amplia, cuadrangular, separada por láminas dentales paralelas y gruesas. Dientes robustos, fuertemente crenulados, con bases delgadas que se dirigen lateralmente. Dentículos gruesos y cortos. Placas deltidiales muy características, en algunos casos de gran espesor, aparentemente similares a las de *Cirpa*. Están constituidas por dos láminas paralelas que parten independientemente de las láminas dentales y no se reúnen distalmente. No se ha observado collar peduncular. Placas cardinales gruesas, fusionadas y arqueadas ventralmente. Se dividen antes del plano de articulación y soportan dos placas septaliales que proyectan dorsalmente sus terminaciones proximales. Septalio profundo. Septo medio muy corto y grueso. Crura prefalcifer.

#### Discusión

Este género fue definido por BUCKMAN (1918), siendo QUENSTEDT (1871) el autor de la denominación *Terebratula triplicata squamiplex* para la especie tipo. El nombre de *?Squamirhynchia* y, por extensión, de la especie *?S. squamiplex*, deriva de la presencia de costillas con superficie escamosa (del latín *squama* = escama).

*?Squamirhynchia* es un rinconélido poco frecuente en el Jurásico Inferior. Su atribución taxonómica conlleva ciertos inconvenientes, puesto que muchos de los caracteres empleados por BUCKMAN (1918) para la definición del género no se han conservado en el material tipo (AGER, 1967a). Este género muestra muchas afinidades con *Cirpa* y *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962, fundamentalmente en la forma de las placas deltidiales y cardinales. Su crura, sin embargo, es de tipo canaliforme (denominación que reemplaza al término prefalcifer dado por AGER, 1962), a diferencia de la que se observa en los otros dos géneros, que es de tipo hamiforme. Otras diferencias estriban en la presencia en *?Squamirhynchia* de un septalio pequeño y

unas interáreas muy bien definidas. Este septalio es también similar al que aparece en *Calcirhynchia* BUCKMAN, 1918 y, según sugiere AGER (1967a), quizás este género sea el nexo de conexión entre ?*Squamirhynchia* y *Cirpa*. SUČIĆ-PROTIĆ (1969), sin embargo, opina que, si bien los caracteres internos de ?*Squamirhynchia* y *Calcirhynchia* son muy similares, el tipo de crura es completamente diferente, por lo que deberían ser considerados géneros independientes. En la última revisión del *Treatise of Invertebrate Paleontology* (2002) el género *Squamirhynchia* aparece señalado con un interrogante y así se ha mantenido su atribución en este trabajo.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Se ha citado en Reino Unido, Francia, Alemania y España.

El género ?*Squamirhynchia* se registra en el Pliensbachense Inferior. Tras el estudio de los ejemplares ingleses conservados en el Museo de Bristol, AGER (1967a) le otorga un rango temporal comprendido desde el Sinemuriense Inferior hasta el Pliensbachense Inferior.

#### **?*Squamirhynchia* cf. *squamiplex* (QUENSTEDT, 1871)**

Tabla 5  
Lámina 1, figuras 7-9

1871. *Terebratula triplicata squamiplex* QUENSTEDT, pág. 72, lám. 38, figs. 2-8.  
 1905. *Rhynchonella variabilis* var. *squamiplex* (QUENSTEDT). RAU, págs. 42-43, lám. 21, figs. 89-91.  
 1917. *Rhynchonella squamiplex* (QUENSTEDT). ROLLIER, pág. 92.  
 1918. *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT). BUCKMAN, pág. 63, lám. 19, figs. 19a, 20a-d.  
 ? 1934. *Rhynchonella variabilis* var. *squamiplex* QUENSTEDT. MOISSEEV, pág. 178, lám. 2, figs. 34-37.  
 1965b. *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT). AGER, págs. H607-H608, fig. 497, 3a-b.  
 1967a. *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT). AGER, pág. 144, lám. 12, figs. 6-10.  
 ? 1969. *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT). SUČIĆ-PROTIĆ, lám. 18, figs. 1-5.  
 2000. *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT). ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 112, lám. 11, fig. 20.  
 2010. *Squamirhynchia squamiplex* (QUENSTEDT). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 11.

#### Diagnosis

Rinconélidos de tamaño medio, con contorno subpentagonal y bordes laterales redondeados. Pliegue bajo y levemente aplastado en la región anterior, con flancos ligeramente convergentes. Costillas robustas y agudas, de tipo *tetrahedra*. En ocasiones una costilla de la valva dorsal se bifurca en un estadio temprano del crecimiento. Interáreas bien desarrolladas. Umbo fuerte, suberecto y foramen grande.

Ejemplar tipo

Tiene categoría de lectotipo y fue designado por BUCKMAN (1918, pág. 64) de entre los ejemplares figurados por QUENSTEDT (1871, lám. 38, fig. 7). Fue refigurado por AGER (1967a, pág. 142, text.-fig. 89). Procede del Lías  $\gamma$  (Pliensbachense Inferior) de Alemania.

Material estudiado

En la Cordillera Ibérica esta especie sólo se han reconocido 5 ejemplares de la especie en un único nivel de la sección de La Ventosa del Ducado.

SECCIÓN	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
La Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	5	3

Dimensiones

En la tabla 5 se incluyen las dimensiones de los tres ejemplares medidos.

	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
OL-20(+0,34)/3	21,17	17,42	19,81	15,44	9,84	5,60	11,36	7,75	22	4
OL-20(+0,34)/5	24,42	20,93	22,69	13,65	8,90	4,75	14,83	10,22	16	5
OL-20(+0,34)/6	18,74	16,30	18,90	11,28	7,64	3,64	8,96	6,14	19	3

Tabla 5. Dimensiones de los ejemplares de ?S. cf. *squamiplex*.

Descripción: caracteres externos

Los ejemplares están muy mal conservados y/o deformados si bien, al tratarse del único material disponible de esta especie, serán descritos a continuación. Rinconélidos de tamaño medio a grande, de contorno subpentagonal y ángulos laterales redondeados. En tres de los ejemplares se observa que el borde anterior del contorno en vista dorsal es ligeramente recto. Las conchas aparecen bastante deformadas por aplastamiento, de manera que el grado de convexidad de las valvas no se aprecia claramente. El eje de anchura máxima se sitúa en el primer tercio anterior de la longitud total. Pliegue muy poco marcado, de mayor anchura que altura y levemente aplastado en la región anterior, al igual que ocurre en *Cirpa*. Flancos ligeramente convergentes.

Los ejemplares de esta especie presentan entre 19 y 22 costillas muy marcadas, robustas, de tipo *tetrahedra*, de las que entre 3 y 5 se sitúan en el pliegue. En dos de los cinco ejemplares recogidos [OL-20(+0,34)/3 y OL-20(+0,34)/4, lámina 1, figuras 7 y 8] se aprecia la bifurcación de una costilla de la valva dorsal en una etapa temprana del crecimiento. No se ha observado área posterior lisa.

Umbo fuerte, subrecto, con interáreas bien desarrolladas en el ejemplar OL-20(+0,34)/3 (lámina 1, figura 7). Foramen grande.

Caracteres internos

Al haberse encontrado únicamente 5 ejemplares, además mal conservados, no se han realizado secciones seriadas.

Discusión

QUENSTEDT (1871) describió esta especie por primera vez bajo el nombre de *Terebratula triplicata squamiplex*, procedente del Lías δ (Pliensbachense Inferior) de Alemania. Sin embargo, al material recogido por BUCKMAN (1918) éste le asignó una edad Sinemuriense Superior. Es frecuente que las formas prepliensbachenses reciban el nombre de *S. belemnitica* (QUENSTEDT), ya que el tipo de esta especie procede del Sinemuriense Inferior de Alemania (QUENSTEDT, 1871, lám. 37, figs. 33-36). Pero resulta muy difícil separar ambas especies a partir de las figuras originales y la descripción dada por QUENSTEDT, por lo que AGER (1967a) propone mantener la denominación *squamiplex* para minimizar la confusión, ya que ése es el nombre de la especie tipo que da nombre al género. En cualquier caso, señala que este problema debe ser resuelto por algún especialista que tenga acceso a los topotipos. Sería conveniente que fuera revisada la atribución a ?*S. squamiplex* realizada por AGER (1967a) de algunos ejemplares procedentes del Sinemuriense (Zona Bucklandi) y del Lotharingense (Zona Obtusum) de Somerset (Reino Unido).

Los cinco ejemplares asignados en este trabajo a ?*S. cf. squamiplex* difieren en general de los figurados por AGER (1967a) y ALMÉRAS & FAURÉ (2000) en el tamaño y en el número de costillas. Son de mayor tamaño y más costulados, si bien los caracteres relativos al contorno en vista dorsal (subpentagonal con bordes redondeados), la presencia de alguna costilla bifurcada, el borde anterior ligeramente aplanado, el pliegue muy bajo y la existencia de interáreas bien desarrolladas nos hacen atribuirlos a ?*S. cf. squamiplex*.

Las formas que presentan mayores similitudes con nuestro material son las correspondientes a las figs. 7 y 10 de la lámina 12 de AGER (1967a) a las que, sin embargo, se les asigna una edad Sinemuriense Inferior (Zona Bucklandi) y Sinemuriense Superior (Zona Obtusum), respectivamente. La edad de nuestros ejemplares encaja con la de los alemanes de QUENSTEDT (Lías δ = Pliensbachense Inferior), que es coincidente además con la del ejemplar estudiado por ALMÉRAS & FAURÉ (2000, lám. 11, fig. 20) procedente de los Pirineos franceses.

Distribución geográfica y estratigráfica

Esta especie se ha encontrado en Reino Unido, Alemania, Francia y España.

?*S. squamiplex* se ha citado en el Sinemuriense y en el Pliensbachense Inferior. GOY *et al.* (1984) la encuentran desde la parte media de la Zona Jamesoni hasta la mitad de la Zona Ibex en la Cordillera Ibérica. En la costa de Asturias, COMAS-RENGIFO *et al.*

(2008) la sitúan durante todo el Sinemuriense Superior (desde la Zona Obtusum a la Zona Raricostatum) hasta la mayor parte de la Zona Jamesoni; en la sección de Playa de Vega COMAS-RENGIFO & GOY (2010) acotan algo más su distribución, restringiéndola exclusivamente al Sinemuriense Superior.

En este trabajo se ha identificado en un único nivel de la Zona Jamesoni de la sección de La Ventosa del Ducado.

### **Familia Tetrarhynchiidae AGER, 1965b**

### **Subfamilia Tetrarhynchiinae AGER, 1965b**

### **Género *Tetrarhynchia* BUCKMAN, 1918**

- 1914. *Tetrarhynchia* BUCKMAN, pág. 1 (*nomen nudum*).
- 1915. *Tetrarhynchia* BUCKMAN, pág. 76 (*nomen nudum*).
- 1918. *Tetrarhynchia* BUCKMAN, pág. 41.
- 1956. *Tetrarhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 1.
- 1965b. *Tetrarhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. H611.
- 1967. *Tetrarhynchia* BUCKMAN. ROUSSELLE & BISCH, págs. 779-780, 782.
- 1969. *Makridinirhynchia* SUČIĆ-PROTIĆ, pág. 81.
- 2002. *Tetrarhynchia* BUCKMAN. SAVAGE, MANCEÑIDO & OWEN, pág. 1345.

Especie tipo: *Terebratula tetraëdra* SOWERBY, 1812.

#### Diagnosis original (BUCKMAN, 1918, pág. 41)

*Hypothyrid, (beak rather small, suberect to incurving foramen subelliptical, deltidial plates disjunct); semiplicate to submultiplicate; subacutiplicate; dental plates closely approximate; parallel; ventral muscle-area rather narrowly trigoniform; dorsal septum rather short, not strong; dorsal muscle-scars narrowly linear.*

#### Diagnosis original traducida (BUCKMAN, 1918, pág. 41)

*Hipotírido, (umbo bastante pequeño, de suberecto a incurvado, foramen subelíptico, placas deltidiales disjuntas); de semiplegado a submultiplegado; láminas dentales próximas y paralelas; septo dorsal bastante corto, delgado; impresiones musculares dorsales lineares.*

#### Diagnosis enmendada (AGER, 1956, pág. 4)

*Tetrarhynchia* de tamaño medio, hasta 25 mm de longitud, 35 mm de anchura y 25 mm de espesor. Contorno subtrigonal, valva braquial fuertemente convexa. Uniplicación de la comisura anterior muy marcada, pliegue elevado. Unas 20 costillas bastante agudas en cada valva, de las cuales entre 4 y 6 se sitúan en el pliegue.

Descripción (SAVAGE *et al.*, 2002, pág. 1345)

Tamaño medio, expandida lateralmente, contorno subtriangular redondeado, dorsibiconvexa; uniplicación bien desarrollada; numerosas costillas débilmente marcadas, cortas y lisas en la parte posterior; umbo pequeño e incurvado. Septo medio dorsal corto, septalio profundo; crura de tipo raduliforme, posiblemente ensanchada hacia la parte distal; láminas dentales subparalelas, que separan una cavidad umbonal subrectangular de las cámaras laterales umbonales, de forma triangular.

Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño mediano, de contorno subtriangular, alados y planoconvexos. En ocasiones pueden llegar a ser dorsibiconvexos. El pliegue frontal está muy marcado y resalta con nitidez en el contorno general de la valva dorsal. Los flancos del pliegue suelen ser netos, generalmente paralelos y convergentes en algunas ocasiones. Presentan costillas muy numerosas que a veces no alcanzan la región posterior de la concha. Umbo pequeño e incurvado. Foramen poco visible por el recurvamiento del nates.

Descripción: caracteres internos

Cavidad umbonal ensanchada en el plano de articulación, con cavidades laterales triangulares. Con frecuencia se observa un collar peduncular grueso. Láminas dentales subparalelas, en ocasiones divergentes desde la región umbonal. Dientes con crenulación menor que en *Gibbirhynchia* BUCKMAN, 1918; presencia de denticulos. Septalio profundo, con placas septaliales cortas que definen generalmente un ángulo agudo. Septo medio dorsal corto. Placas cardinales engrosadas. Fosetas ovaladas y con escasa crenulación. Crura de tipo raduliforme.

Discusión

*Tetrarhynchia* es un género que presenta muchas afinidades morfológicas con *Gibbirhynchia* y *Quadratirhynchia*. Los tres taxones fueron definidos por BUCKMAN en 1918. AGER (1954) propone que *Gibbirhynchia* constituye el stock basal del que descienden los otros dos géneros y posiblemente otros. Asimismo, sugiere que *Grandirhynchia* BUCKMAN, 1918, que también presenta ciertas similitudes con estos tres géneros, se separó de ellos más tempranamente. Actualmente, los géneros *Tetrarhynchia*, *Quadratirhynchia* y *Grandirhynchia* siguen formando parte de la Subfamilia Tetrarhynchiinae definida por AGER (1965b), mientras *Gibbirhynchia* se incluye en la nueva Subfamilia Gibbirhynchiinae de MANCEÑIDO & OWEN (2002).

*Tetrarhynchia* se diferencia de *Gibbirhynchia* por presentar conchas generalmente planoconvexas y expandidas lateralmente, con una costulación menos densa, un umbo más pequeño y menos incurvado, un pliegue muy elevado sobre el perfil



general de la concha, unas cavidades laterales umbonales triangulares, con láminas dentales rectas en sentido dorsoventral y un septalio ancho y corto. De *Quadratrhyndia* se diferencia en su menor tamaño, sus conchas más aladas, sus costillas de tipo *tetrahedra*, menos agudas, que nunca se bifurcan a ambos lados del pliegue, su pliegue menos acusado y sus dientes fuertemente crenulados y expandidos dorsalmente.

SUČIĆ-PROTIĆ (1969), en su trabajo sobre braquiópodos mesozoicos de Yugoslavia, revisa la concepción de AGER en relación a *Tetrarhyndia*, descartando algunas especies incluidas en el género y añadiendo otras nuevas. Quizás esta asignación de nuevas especies al género pueda deberse a cuestiones de especiación geográfica, de tal manera que *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812) estaría restringida geográficamente al oeste de Europa, mientras que *T. argentinensis* (RADOVANOVIĆ, 1889) se registraría exclusivamente en Europa oriental (AGER et al., 1972).

De entre las especies referidas al género, algunas presentan una distribución geográfica muy restringida. Es el caso de *T. tounatensis* y *T. ageri*, definidas por ROUSSELLE & BISCH (1967) en el Pliensbachense de Marruecos, que han sido asignadas por ALMÉRAS & FAURÉ (2000) al género *Gibbirhyndia* por sus caracteres morfológicos.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Su distribución geográfica es muy amplia, habiéndose registrado en Reino Unido (Dorset, Somerset, Yorkshire, Sutherlandshire), Francia (Normandía, Causses, Quercy, Pirineos septentrionales, Provenza), Italia (zona prealpina del Piamonte y Lombardía, Sicilia, Alpes calcáreos septentrionales, Eslovaquia, Cárpatos-Balcánes), España (Cataluña, Cordillera Ibérica, Pirineos meridionales, Baleares, Cordilleras Béticas), Portugal (cuenca norlusiánica), Argelia (Montes de Saïda, Tagremaret, Montes de Traras), parte noroccidental de Marruecos y Canadá.

El género *Tetrarhyndia* tiene un rango estratigráfico que abarca desde el Sinemuriense superior hasta el Bajociense (AGER, 1956). Sin embargo, las formas del género atribuidas al Aalenense y al Bajociense podrían incluirse en *Cymatorhyndia* BUCKMAN, 1918, género con características morfológicas muy cercanas a *Tetrarhyndia*. Para ALMÉRAS & FAURÉ (2000) la extensión vertical de las especies de este género no supera el Toarciense Inferior, iniciándose en el Sinemuriense.

#### Especies referidas al género (AGER, 1956):

- *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812), pág. 191, lám. 83, fig. 4.
- *T. subconcinna* (DAVIDSON, 1851-52), pág. 90, lám. 17, fig. 17.
- *T. ranina* (SUESS, 1861), pág. 591, lám. 1, fig. 5.

- *T. rufimontana* (QUENSTEDT, 1868), pág. 60, lám. 37, fig. 123.
- *T. austriaca* (QUENSTEDT, 1868), pág. 60, lám. 37, figs. 124-125.
- *T. zitelli* (GEMMELLARO, 1874), pág. 78, lám. 11, fig. 23.
- *T. dumbletonensis* (DAVIDSON, 1878), pág. 199, lám. 29, fig. 5.
- *T. calderini* (PARONA, 1880), pág. 205, lám. 3, fig. 2.
- *T. sordelli* (PARONA, 1880), pág. 207, lám. 3, fig. 4.
- *T. argotinensis* (RADOVANOVIĆ, 1889), pág. 49, lám. 1, figs. 1-4.
- *T. dunrobinensis* (ROLLIER, 1917), pág. 56.

### ***Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER, 1917)**

Tablas 6-10; figuras 18-31; tablas I-XII en Anexo II

Lámina 1, figuras 10-19; Lámina 2, figuras 1-22; Lámina 3, figuras 1-21

1852. *Rhynchonella lacunosa* (SCHLOTHEIM). DAVIDSON, pág. 96, lám. 16, figs. 13-14.
- pars 1878. *Rhynchonella tetraëdra* (SOWERBY). DAVIDSON, 198; *non* lám. 29, fig. 6 (= *Tetrarhynchia tetrahedra*).
1917. *Rhynchonella dunrobinensis* nov. sp. ROLLIER, pág. 86.
1956. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). AGER, págs. 8-9, lám. 1, figs. 3a-c y 4a-c.
1956. *Quadratirhynchia?* sp. AGER, lám. 2, fig. 8.
1960. *Rhynchonella* cf. *dunrobinensis* ROLLIER. GOURION, pág. 90, lám. 1, fig. 1.
- ? 1963. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). AGER & WESTERMANN, pág. 607, lám. 73, fig. 1.
1966. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). TCHOUMATCHENCO, pág. 13, lám. 1, fig. 1-4.
- 1967b. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). AGER, pág. 157, fig. 97 (cortes seriados).
1984. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). CUBAYNES, BOUTET, DELFAUD & FAURÉ, pág. 354.
1984. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.
1987. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.
1989. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). ÁLVARO, BARNOLAS, CABRA, COMAS-RENGIFO, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, GOY, DEL OLMO, RAMÍREZ DEL POZO, SIMO & URETA, pág. 78.
1990. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 7.
- ? 1992. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). MANCEÑIDO & DAGYS, lám. 114, fig. 5.
1993. "*Rhynchonella*" sp. SIBLIK, pág. 970, lám. 1, fig. 6.
1997. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 171.
2000. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 14, fig. 1.
2008. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). COMAS-RENGIFO, GARCÍA JORAL, GOY & RODRIGO, pág. 261.
2010. *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER). COMAS-RENGIFO & GOY, lám. 1, fig. 9a-c.

### **Diagnosis**

*Tetrarhynchia* de tamaño pequeño a medio y contorno subpentagonal. Valvas biconvexas, aunque la valva dorsal es mucho más convexa que la ventral. Pliegue dorsal poco elevado sobre el contorno general de la concha. Flancos del pliegue convergentes. El trazado de la comisura frontal se eleva progresivamente. Costulación poco marcada, con aproximadamente entre 21 y 22 costillas en la valva dorsal y alrededor de 3 en el pliegue. No existe estadio posterior liso. Umbo fuerte, incurvado,

con foramen submesotírido. Cavidades laterales subtriangulares definidas por láminas dentales delgadas y paralelas entre sí. Dientes rectos, muy crenulados. Septalio profundo. Septo medio corto. Crura radulifer de escasa proyección hacia la valva ventral.

#### Ejemplar tipo

Se conocen dos sintipos del Sinemuriense Superior, Zona Oxynotum, procedentes del noreste del Castillo de Dunrobin (Sutherlandshire, Reino Unido). Fueron figurados por DAVIDSON (1852, lám. 16, figs. 13 y 14) bajo la denominación de "*Rhynchonella*" *lacunosa* (SCHLOTHEIM, 1852). Posteriormente, AGER (1956) designó como lectotipo al ejemplar de la lámina 16, figura 13 de DAVIDSON, figurándolo en su monografía sobre rinconélidos (lám. 1, figs. 3a-c). El segundo ejemplar ha quedado como sintipo y también fue figurado por AGER en ese mismo trabajo (1956, lám. 1, figs. 4a-c). Las dimensiones del lectotipo (dadas por AGER, 1956) son: L=22,1 mm, A=26,5 mm y E=17,2 mm.

#### Material estudiado

Se han identificado 948 ejemplares repartidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	272	154
Préjano (PR)	Sector Septentrional	162	138
Talveila (TV)	Sector Septentrional	74	26
Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	5	5
Almonacid de la Cuba 1 (1CU)	Rama Aragonesa	402	299
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	33	5

Los ejemplares medidos suponen el 66% del material asignado a *T. dunrobinensis*.

#### Dimensiones

Además de las variables A, LD, L, E, ED, EV, F, H, NVD y NP definidas anteriormente<sup>2</sup>, en todas las tablas dimensionales que se presentan en este trabajo los cocientes expresados en mayúsculas corresponden a: L/A: índice de redondez; E/L: índice de globosidad; ED/E: espesor relativo de la valva dorsal; EV/E: espesor relativo de la valva peduncular; A/L: anchura relativa; H/F: altura del pliegue en relación a la anchura del seno ventral; H/L: altura del pliegue en relación a la longitud de la concha; F/A: anchura relativa del pliegue frontal. Asimismo, a continuación de las tablas de dimensiones se incluyen los valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) obtenidos para las variables unidimensionales en cada sección considerada (tabla 10). Por último, la

<sup>2</sup> A: anchura; LD: longitud de la valva dorsal; L: longitud de la valva peduncular; E: espesor; ED: espesor de la valva dorsal; EV: espesor de la valva peduncular; F: anchura del pliegue frontal; H: altura del pliegue frontal; NVD: número de costillas en la valva dorsal; NP: número de costillas en el pliegue. A continuación de los intervalos de variación de NVD y de NP se incluye, en negrita, el valor de la moda.

notación N hace referencia en todos los casos al número total de ejemplares que constituyen la muestra.

A	LD	L	E	ED	EV
13,35 (6,54 - 18,50)	11,18 (5,26 - 16,24)	12,23 (6,02 - 18,01)	10,48 (4,46 - 16,10)	7,71 (2,30 - 12,67)	2,69 (0,48 - 5,36)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,38 (2,07 - 10,85)	7,79 (1,21 - 13,06)	22 (14 - 28); 24	3 (1 - 5); 3	0,91 (0,75 - 1,11)	0,86 (0,52 - 1,16)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,74 (0,50 - 0,91)	0,26 (0,08 - 0,50)	1,10 (0,90 - 1,33)	1,08 (0,26 - 1,88)	0,65 (0,12 - 1,04)	0,55 (0,32 - 0,72)

Tabla 6. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=154) de *T. dunrobinensis* en la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido.

A	LD	L	E	ED	EV
11,79 (7,94 - 17,11)	10,38 (1,16 - 13,94)	11,49 (7,48 - 15,68)	8,66 (3,31 - 12,83)	5,82 (1,95 - 10,11)	2,82 (0,39 - 4,70)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,53 (1,33 - 10,57)	6,43 (1,27 - 10,62)	21 (14 - 30); 20	4 (2 - 7); 5	0,98 (0,75 - 1,13)	0,75 (0,37 - 1,01)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,66 (0,43 - 0,96)	0,34 (0,04 - 0,57)	1,03 (0,88 - 1,33)	0,97 (0,31 - 1,61)	0,55 (0,14 - 0,88)	0,55 (0,17 - 0,93)

Tabla 7. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=138) de *T. dunrobinensis* en la Zona Jamesoni de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
14,76 (11,2 - 22,94)	12,35 (9,48 - 17,63)	13,75 (10,5 - 19,94)	11,08 (7,91 - 17,44)	7,90 (4,83 - 14,09)	3,19 (1,43 - 5,02)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,90 (4,55 - 11,60)	7,08 (3,44 - 11,95)	21 (16 - 26); 20	3 (2 - 4); 2	0,94 (0,85 - 1,08)	0,80 (0,61 - 0,98)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,71 (0,53 - 0,84)	0,30 (0,16 - 0,47)	1,07 (0,93 - 1,18)	1,03 (0,58 - 1,38)	0,51 (0,30 - 0,70)	0,47 (0,37 - 0,59)

Tabla 8. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=26) de *T. dunrobinensis* de la sección de Talveila.

A	LD	L	E	ED	EV
13,49 (5,78 - 21,34)	11,85 (5,19 - 17,67)	13,36 (6,25 - 20,03)	9,99 (3,16 - 15,80)	6,98 (1,58 - 14,45)	3,02 (1,32 - 5,01)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,42 (3,42 - 12,04)	7,15 (1,50 - 14,53)	22 (14 - 38); 22	3 (1 - 6); 3	1,00 (0,76 - 1,43)	0,75 (0,49 - 1,03)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,69 (0,48 - 1,05)	0,31 (0,10 - 0,52)	1,01 (0,70 - 1,31)	0,97 (0,42 - 2,06)	0,53 (0,18 - 1,02)	0,55 (0,33 - 0,89)

Tabla 9. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=299) de *T. dunrobinensis* en la Zona Jamesoni de la sección de Almonad de la Cuba 1.

CASTROVIDO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,74	2,43	2,71	2,55	2,02	1,01	1,75	2,00	2,96	0,76
PRÉJANO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,94	1,70	1,66	2,13	2,02	0,79	1,90	2,48	3,02	0,88
TALVEILA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
3,02	2,14	2,33	2,68	2,44	0,84	1,65	2,18	2,43	0,70
ALMONAD DE LA CUBA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,40	1,94	2,19	2,12	2,09	0,74	1,71	2,25	4,19	0,75

Tabla 10. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *T. dunrobinensis* en las secciones estudiadas.

En la realización de las tablas dimensionales (tablas 6-9) no se han tenido en cuenta los datos biométricos aportados por el material de La Ventosa del Ducado (5 ejemplares) y de Sierra Palomera (5 ejemplares) debido a su baja representatividad.

Descripción: caracteres externos

*Tetrarhynchia* de tamaño pequeño a medio con valores medios de la longitud que no superan los 14 mm y valores máximos hasta los 20 mm (figura 18A). En promedio, la anchura es ligeramente mayor que la longitud, con valores de  $A/L$  superiores a 1 en todas las secciones, mientras que el espesor se sitúa por debajo de los rangos numéricos de las otras dos dimensiones (figura 18B). Los ejemplares de mayor tamaño proceden de la sección de Almonacid de la Cuba 1 donde se registra, además, la distribución de tamaños más amplia, encontrándose los valores de la longitud entre 6,25 y 20,03 mm. Por su parte, los ejemplares de Préjano son los que muestran las menores oscilaciones en relación al tamaño, con valores mínimos y máximos de 7,48 y 16,58 mm, respectivamente.

En la mayoría de los ejemplares, la anchura máxima se sitúa hacia la mitad de la concha o bien en su tercio anterior. La valva dorsal presenta el doble de espesor que la ventral en los ejemplares de Préjano y Almonacid de la Cuba 1 y el triple en los de Castrovido. El contorno es subpentagonal, mostrando cierta expansión lateral y el borde anterior redondeado. Asimismo, el contorno en vista dorsal es ovalado lateralmente, tal y como se deduce de los valores medios del índice de redondez ( $L/A$ ), que son siempre menores de 1, a excepción de los ejemplares de Almonacid, donde la media es igual a 1, lo que indica una tendencia más marcada hacia un contorno circular en las formas de *T. dunrobinensis* identificadas en esta sección.

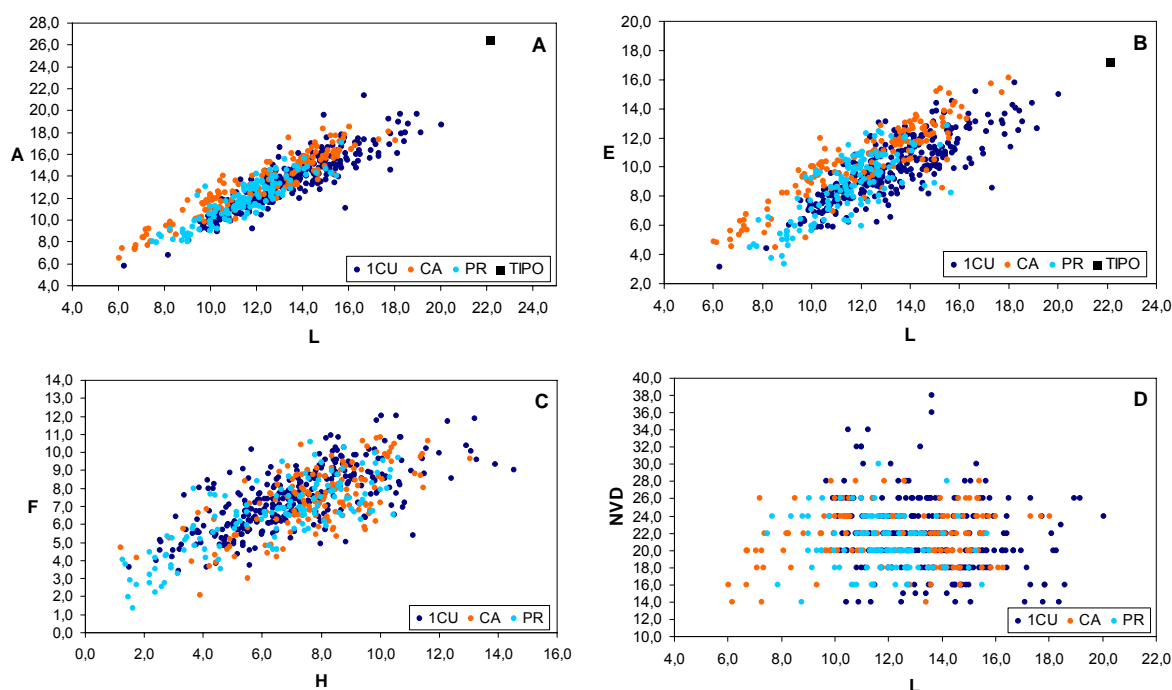


Figura 18. Gráficos de dispersión para los ejemplares de *T. dunrobinensis* estudiados en la Zona Jamesoni de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 1CU:

N=299; CA: N=154; y PR: N=138. En todos los gráficos bidimensionales las variables continuas se expresan siempre en mm. En negro: dimensiones del tipo.

En relación al perfil lateral, el índice de globosidad se sitúa entre 0,6 y 0,9, por lo que las conchas son en general globosas, sobre todo en los ejemplares de Castrovido ( $E/L=0,86$ ) y en menor medida en los de Préjano y Almonacid de la Cuba 1 ( $E/L=0,75$  en ambos casos). Las conchas son planoconvexas, con un grado de convexidad mayor en la valva dorsal que en la ventral. En general, los ejemplares juveniles son muy aplanados dorsoventralmente y presentan una comisura frontal rectimarginada o débilmente redondeada.

Comisura lateral de trazado bastante recto y débil zizagueo. En el tercio posterior se observa una *squama glotta* de desarrollo variable, que en ocasiones está definida por un arco muy marcado.

Pliegue frontal simétrico que se eleva débilmente sobre el contorno general de la valva dorsal. Su morfología es variable: en unos casos su anchura (F) es levemente mayor que su altura (H) y en otros ocurre lo contrario. En general, los datos biométricos indican que altura y anchura muestran valores muy próximos (figura 18C). Los ejemplares de Castrovido y de Almonacid de la Cuba 1 son los que presentan pliegues más elevados y de mayor anchura. Los pliegues menos acusados, así como el tamaño menor general corresponden a los individuos de Préjano. Sin embargo, si consideramos el promedio de la relación H/L (altura del pliegue frente a longitud total), los ejemplares de Talveila son los que presentan el valor más bajo, de modo que en los individuos de mayor tamaño se observan pliegues de escaso desarrollo en la vertical. Si comparamos los valores medios del índice F/A en las cuatro secciones, el valor mínimo (0,47) corresponde a Talveila, mientras que los otros tres son coincidentes (0,55). Así, la anchura media del pliegue en las *T. dunrobinensis* de Talveila supone algo menos de la mitad de la anchura máxima de las valvas, con lo que estos ejemplares poseen un pliegue estrecho en relación a la anchura total, que es la mayor de la especie. Los flancos del pliegue son ligeramente convergentes, aunque no se distinguen en las formas juveniles con comisura frontal rectimarginada.

Las costillas son agudas, de tipo *tetrahedra*, con valores medios de entre 20 y 24 en la valva dorsal (figura 18D) y de entre 3 y 5 en el pliegue. No se ha observado un estadio posterior liso en las conchas bien conservadas. Umbo ventral globoso en los ejemplares adultos, erecto, con crestas laterales marcadas en la mayoría de los casos. El foramen es ovalado.

En la figura 19 se muestran dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de *T. dunrobinensis* que ilustran la variabilidad morfológica de la especie en las secciones estudiadas.

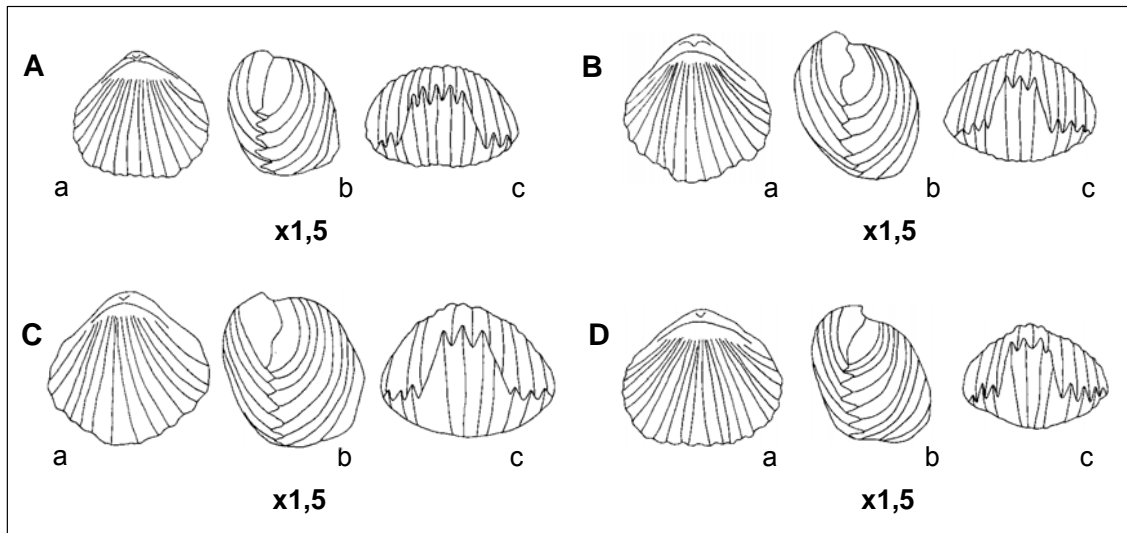


Figura 19. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de *T. dunrobinensis*. A) PR-77/11 (Zona Jamesoni, Subzona Brevispina), con L=11,69 mm, A=12,90 mm y E=9,65 mm; B) 1CU-63/54 (Zona Jamesoni), con L=14,01 mm, A=14,17 mm y E=10,61 mm; C) CA-215/3 (Zona Jamesoni), con L=14,61 mm, A=16,71 mm y E=12,75 mm; D) TV-28.25/4 (Pliensbachense Inferior), con L=13,02 mm, A=14,72 mm y E=10,08 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de seis ejemplares: PR-77/2 (figura 20), TV-28.24/5 (figura 21), CA-2/30 (figura 22), 1CU-63/31 (figura 23), PR-22/128 (figura 28) y PR-26/69 (figura 30). Los dos últimos se han integrado en el apartado de variabilidad intraespecífica ya que corresponden a ejemplares representativos de poblaciones. Los restantes se incluyen a continuación.

La cavidad umbonal ventral es cuadrangular; en algunos ejemplares (PR-77/2, CA-2/30, 1CU-63/3, figuras 20, 22 y 23, respectivamente) se observa un cierto alargamiento en sentido dorsoventral. Cavidades laterales triangulares, definidas por láminas dentales delgadas y paralelas entre sí a excepción del ejemplar procedente de Castrovido (figura 23), en el que las láminas dentales son ligeramente divergentes hacia el plano de articulación. Placas deltoidales disjuntas, cortas y ligeramente engrosadas.

Los dientes son voluminosos, rectos, ensanchados dorsalmente y fuertemente crenulados. Presencia de dentículos de desarrollo e inclinación variable dentro de la especie: en general son rectos, con base ligeramente redondeada y definen unas cavidades denticulares profundas y estrechas.

Septalio bien desarrollado, profundo, con placas septaliales normalmente estrechas que forman un ángulo agudo entre sí. Placas cardinales subhorizontales en relación al plano de articulación de la concha; en ocasiones se proyectan ligeramente hacia la

valva dorsal. El borde interno de la foseta es muy nítido y se individualiza bastante bien de las placas cardinales. Fosetas amplias con fuerte crenulación e inclinadas hacia la parte externa de la valva dorsal. El borde externo de las fosetas también aparece bien diferenciado, al igual que el trazado de las fosetas accesorias, que presenta terminaciones redondeadas. Septo medio delgado y relativamente corto, generalmente ausente ya desde la zona cardinal. Bases crurales cortas y bien definidas. Crura raduliforme con terminaciones variables.

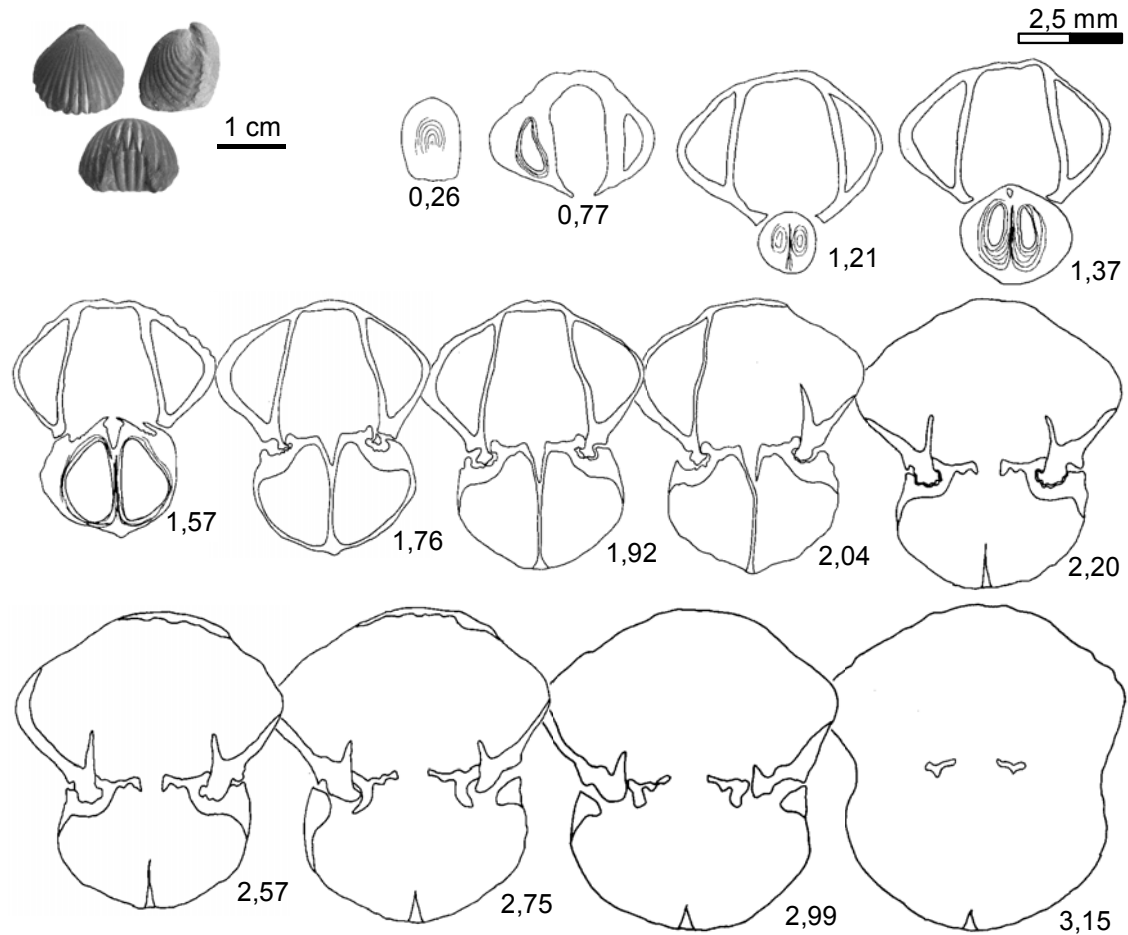


Figura 20. *T. dunrobinensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-77/2 de la Zona Jamesoni (Subzona Brevispina) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=13,01, A=13,29, E=10,80.



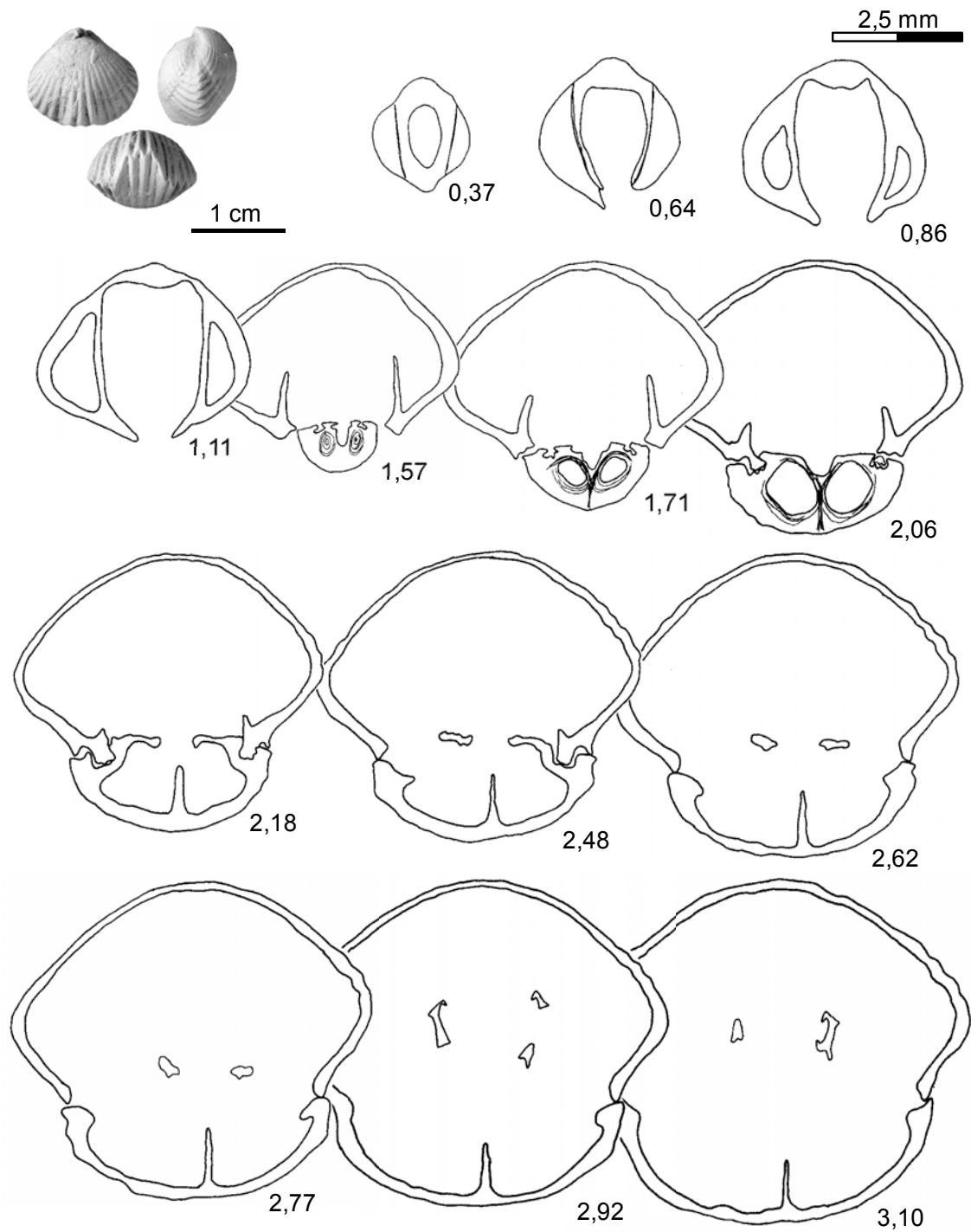


Figura 21. *T. dunrobinensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TV-28.24/5 del Pliensbachense Inferior de la sección de Talveila. Dimensiones principales (en mm): L=10,69, A=11,87, E=8,35.

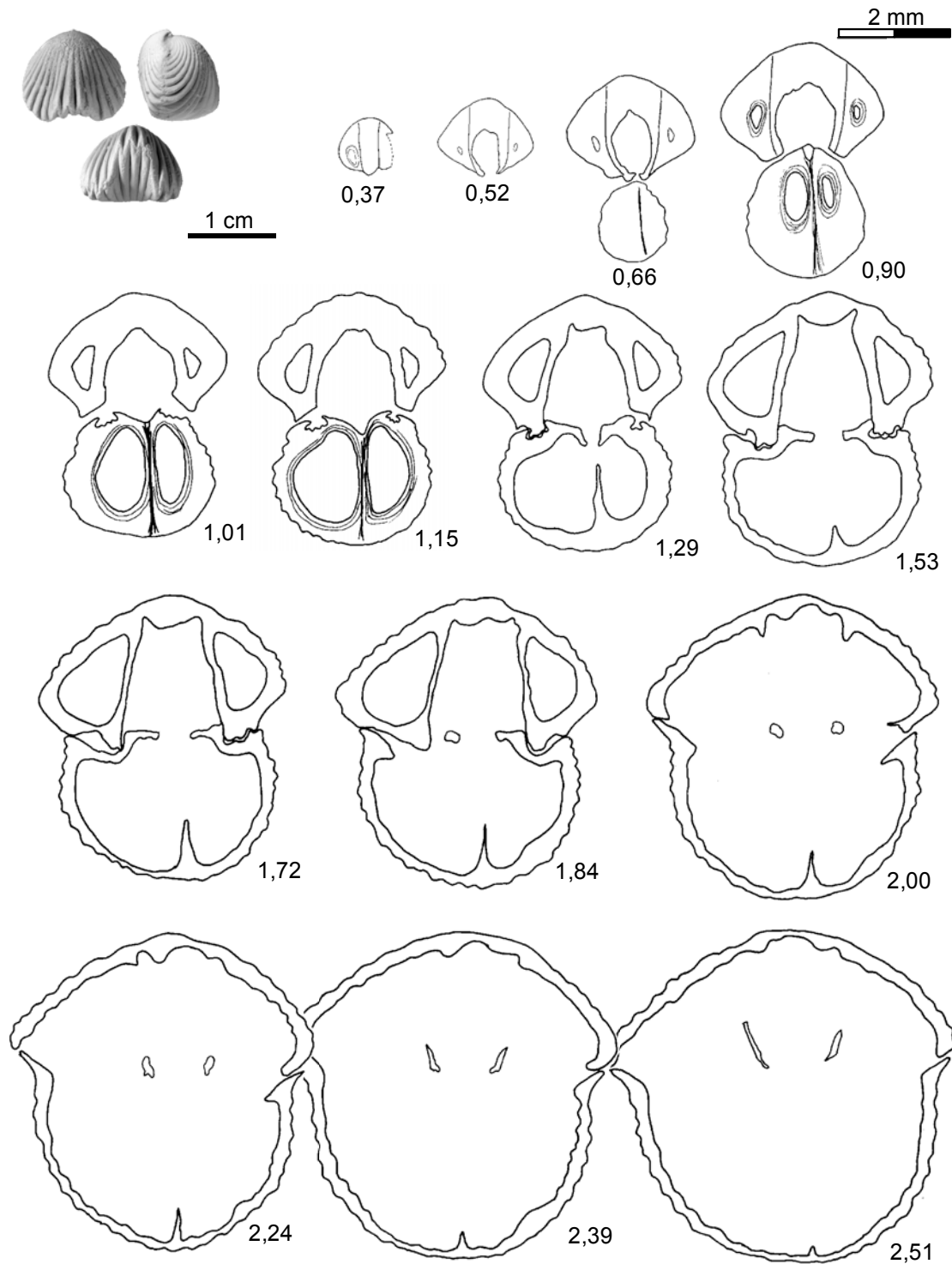


Figura 22. *T. dunrobinensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-2/30 de la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=10,49, A=10,96, E=8,67.

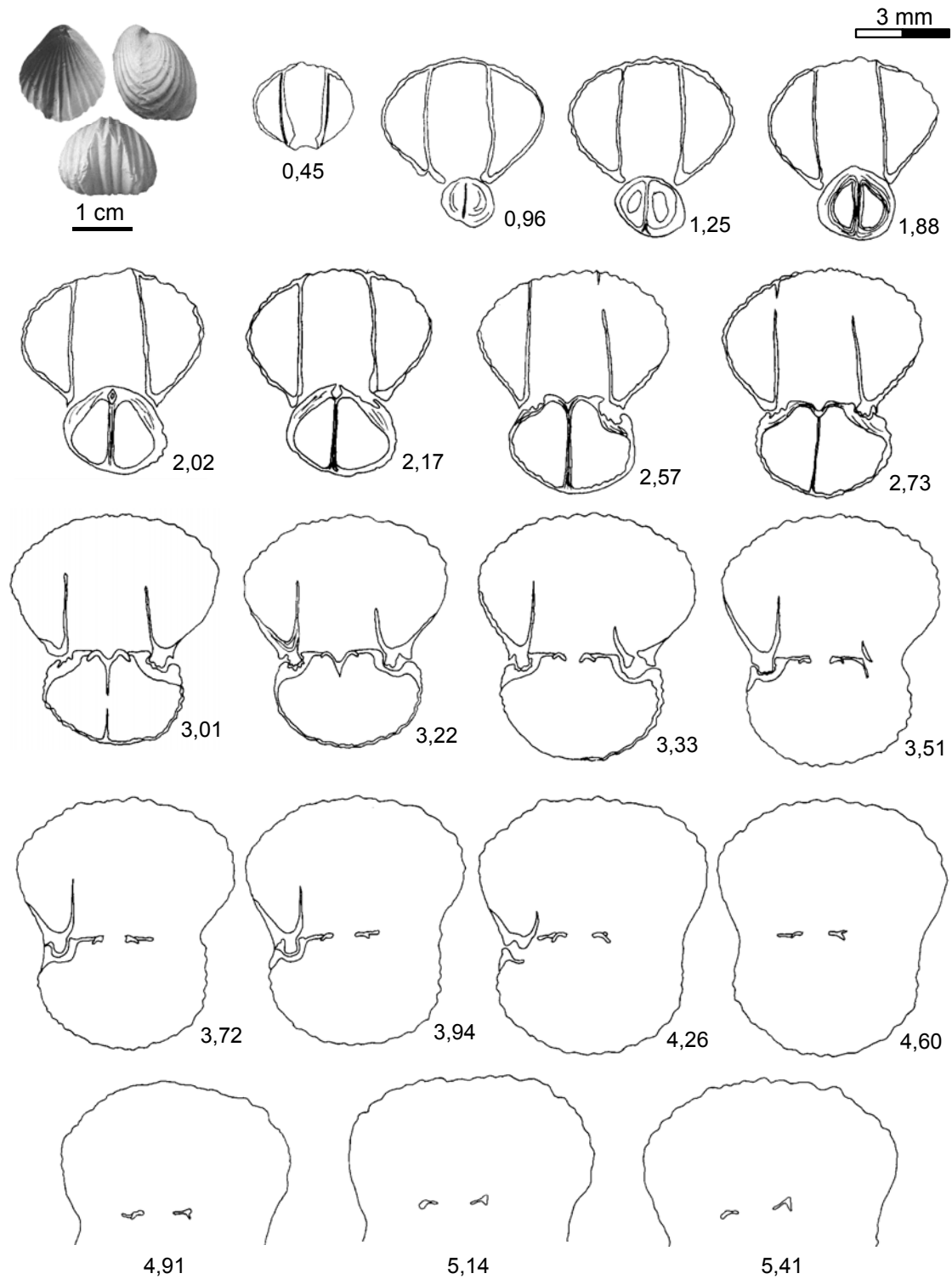


Figura 23. *T. dunrobinensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-63/31 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=16,33, A=16,00, E=13,25.

Las figuras 24 y 25 muestran microfotografías de detalle de las estructuras internas de los ejemplares seccionados 1CU-63/31 y PR-77/2, respectivamente.

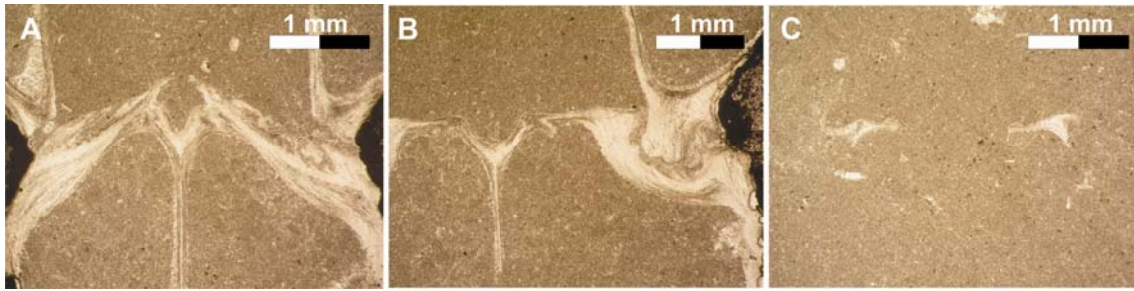


Figura 24. *T. dunrobinensis*. Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-63/31 (Zona Jamesoni). A) Inicio del septalio a 2,17 mm del umbo; B) septalio, dientes y fosetas crenuladas a 2,73 mm del umbo; C) crura de sección triangular a 4,91 mm del umbo.

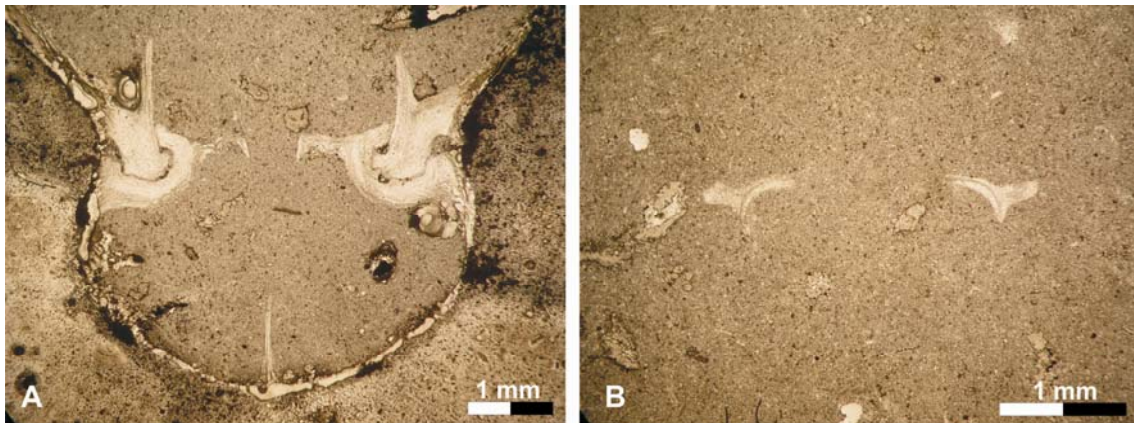


Figura 25. *T. dunrobinensis*. Fotografías de detalle del ejemplar PR-77/2 (Zona Jamesoni, Subzona Brevispina). A) Zona de articulación en la que se observan dientes, denticulos, fosetas, placas cardinales y septo medio a 2,57 mm del umbo; B) aspecto de la crura de sección triangular y base convexa a 3,15 mm del umbo.

#### Variabilidad intraespecífica

Las tablas I-XII incluidas en el Anexo II recogen las medias, los intervalos de variación y los valores de la desviación estándar obtenidos para las variables medidas en conjuntos de ejemplares procedentes de niveles con  $N \geq 25$  individuos. Estos son los niveles que consideramos pueden ser representativos de poblaciones y sobre sus ejemplares valoraremos la variabilidad específica a partir de las observaciones realizadas y de los datos cuantitativos obtenidos. Asimismo, a continuación de las tablas que contienen las medias de las variables se incluyen las tablas con los valores calculados de la desviación estándar ( $\delta^2$ ) para cada una de las variables consideradas. En Castrovido se han encontrado dos niveles que cumplen esta condición (el 2 y el 215), tres en Préjano (18, 22 y 26) y cuatro en Almonacid de la Cuba 1 (63, 99, 100 y 108).

Las dos poblaciones registradas en Castrovido proceden respectivamente de sendos niveles de calizas y margas en las que aparecen concentradas formando “nidos” que están separados entre sí por áreas con escasos ejemplares dispersos. Los gráficos de

dispersión expresan dos conjuntos perfectamente individualizados. Las nubes de puntos que relacionan las variables longitud, anchura y espesor (figuras 26A y B) indican la existencia de dos lotes de individuos de tamaño diferente que se sitúan a ambos lados de la media calculada para todos los ejemplares de *T. dunrobinensis* de la Zona Jamesoni de Castrovido. Así, la población del nivel 2 está constituida por formas de menor longitud y anchura que las del nivel 215. En ambos casos se cumple que  $E < L < A$ , de forma análoga a lo observado para el total de los ejemplares.

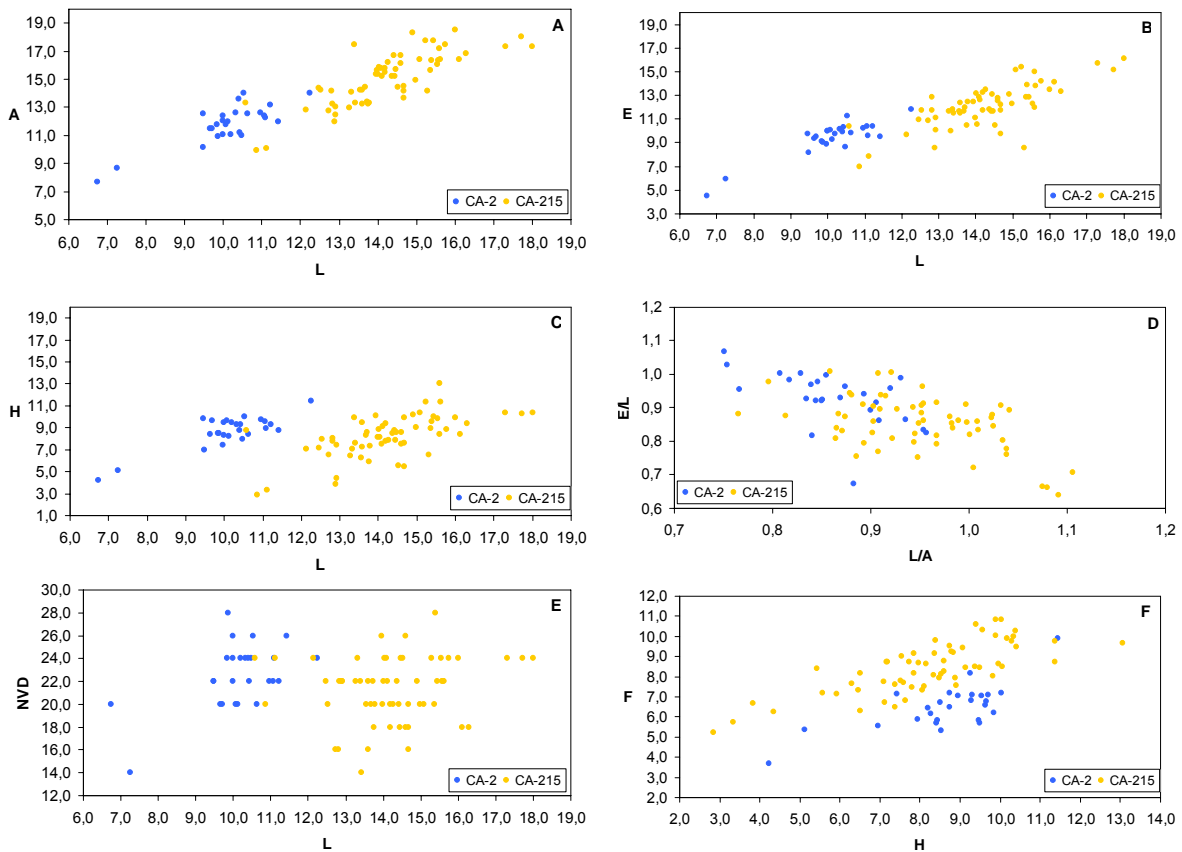


Figura 26. Poblaciones de *T. dunrobinensis* de los niveles 2 (N=26) y 215 (N=61) de Castrovido (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida en los flancos.

En el gráfico que muestra la relación altura del pliegue/longitud de las conchas (figura 26C) se observa también una disociación entre las dos poblaciones definida por las diferencias en la longitud, ya que los valores medios de la altura son similares (un poco más altos en los ejemplares del nivel 2, los de menor tamaño) y mayores en ambos casos que los obtenidos para el conjunto de la especie en Castrovido.

La relación entre los índices de redondez y globosidad (figura 26D) muestra tendencias distintas en las dos poblaciones. Los ejemplares del nivel 2, de menor longitud y anchura, presentan un contorno más ovalado lateralmente en vista dorsal

(media de  $L/A=0,86$ ) que los del nivel 215, que tienden más a la circularidad (media de  $L/A=0,95$ ). Por lo que se refiere al perfil lateral, el índice de globosidad es mayor en la población del nivel 2 (media de  $E/L=0,93$ ), encontrándonos con conchas subesféricas. En el nivel 215 la tendencia es hacia conchas globosas (media de  $E/L=0,85$ ), siendo los ejemplares de este nivel los que más se aproximan a la tendencia general de la especie en esta sección.

El número de costillas en la valva dorsal (figura 26E) es muy similar en las dos poblaciones, con medias de 22 y 24 para los ejemplares de los niveles 2 y 215, respectivamente, y coincide con la media calculada para la especie en Castrovido. Por último, la relación altura/anchura del pliegue (figura 26F) es mayor en los ejemplares del nivel 215, que en este nivel alcanzan tamaños del pliegue superiores a la media de *T. dunrobinensis* en Castrovido.

En la localidad de Préjano encontramos los niveles margosos PR-18, PR-22 y PR-26 pueden considerarse representativos de poblaciones. En el nivel 18 los rinconélidos son muy abundantes en los últimos cm de la capa y no se observa ninguna orientación preferente, al igual que en el nivel 22, donde se aprecia una gran variación de tamaños. En PR-26 también existen diferencias entre las longitudes máximas y mínimas de los ejemplares, que aparecen acumulados hacia la parte media de la capa. Las nubes de puntos que relacionan las variables L, A y E (figuras 27A y B) no definen ninguna tendencia, sino que muestran una distribución heterogénea de tamaños para cada nivel. Se observa además que, aunque el espesor sigue siendo la magnitud menor, en dos de las poblaciones (niveles 18 y 22) la longitud es ligeramente mayor que la anchura (ver tablas IV y V del Anexo II).

Los valores más bajos de la altura del pliegue frontal (figura 27C) se encuentran en los ejemplares del nivel 22, que también son los de menor tamaño, seguidos por los del nivel 18. En PR-26 se localizan los ejemplares con mayor longitud y altura del pliegue.

El índice de globosidad (figura 27D) es bajo en relación a las poblaciones de Castrovido. La tendencia observada es que el perfil lateral de las conchas se va haciendo progresivamente más globoso desde el nivel 22 al 26. En cuanto a la redondez, los valores medios son de 1, con ligeras dispersiones a ambos lados de esta tendencia central, por lo que los ejemplares de las tres poblaciones presentan un contorno marcadamente circular, con valores muy próximos de L y A.

El número de costillas en la valva dorsal (figura 27E) se mantiene en los rangos obtenidos para la especie en Préjano, con modas idénticas de 20 costillas en los niveles 18 y 26 y algo mayor en el 22 (24 costillas).

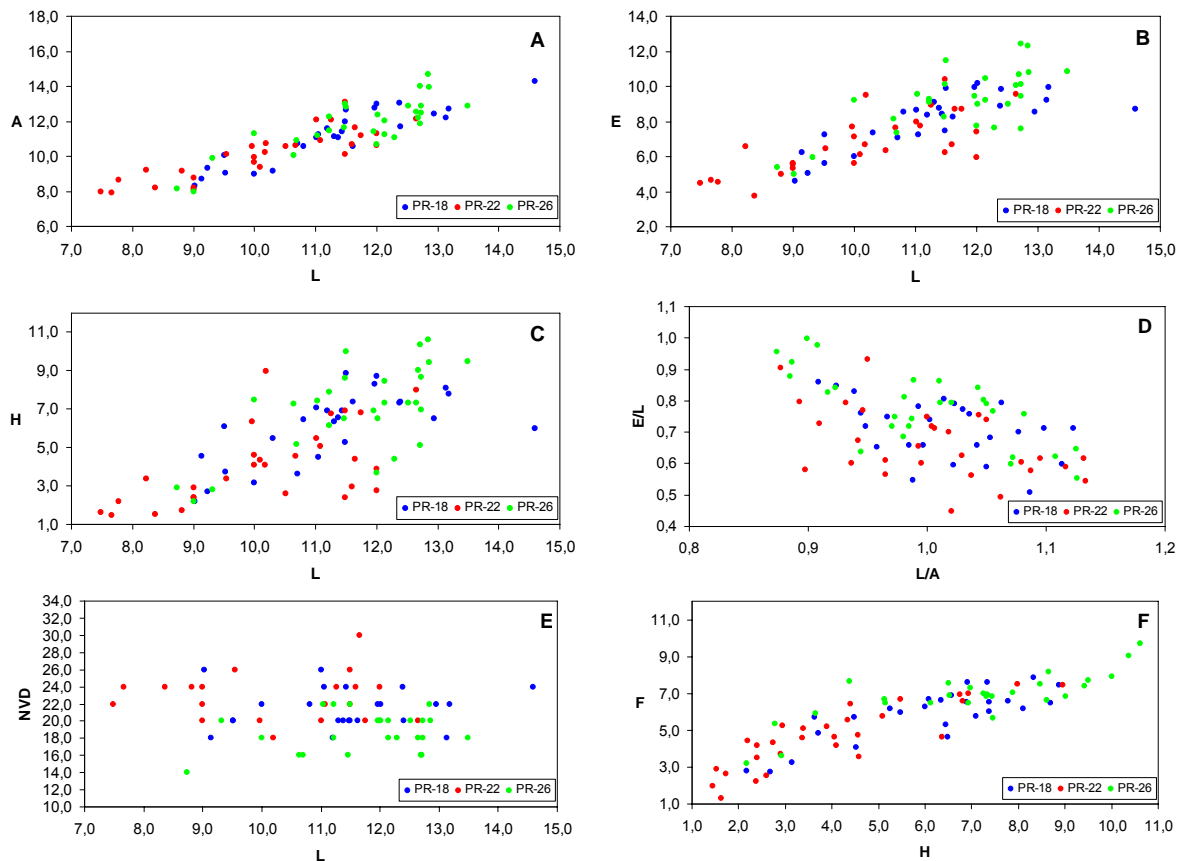


Figura 27. Poblaciones de *T. dunrobinensis* de los niveles 18 (N=26), 22 (N=29) y 26 (N=28) de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Taylori). Variación de la anchura (A), del espesor (B) y de la altura del pliegue (C) durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida en los flancos.

Como se puede ver en la figura 27F la relación altura/anchura del pliegue es muy variable para las tres poblaciones. En general, en el nivel 22 encontramos las formas de pliegue más bajo y estrecho y en el 26 las de pliegue más grande y elevado. Los valores medios de la anchura del pliegue son menores para los ejemplares de los niveles 18 y 22 que los calculados para la especie en Préjano, y mayores para los del nivel 26.

La figura 28 muestra las secciones seriadas del ejemplar PR-22/128. A continuación se reproducen las microfotografías de detalle de las estructuras internas del ejemplar PR-26/69 (figura 29) y sus secciones seriadas (figura 30). No se han observado diferencias significativas con el resto de ejemplares seccionados de esta especie.



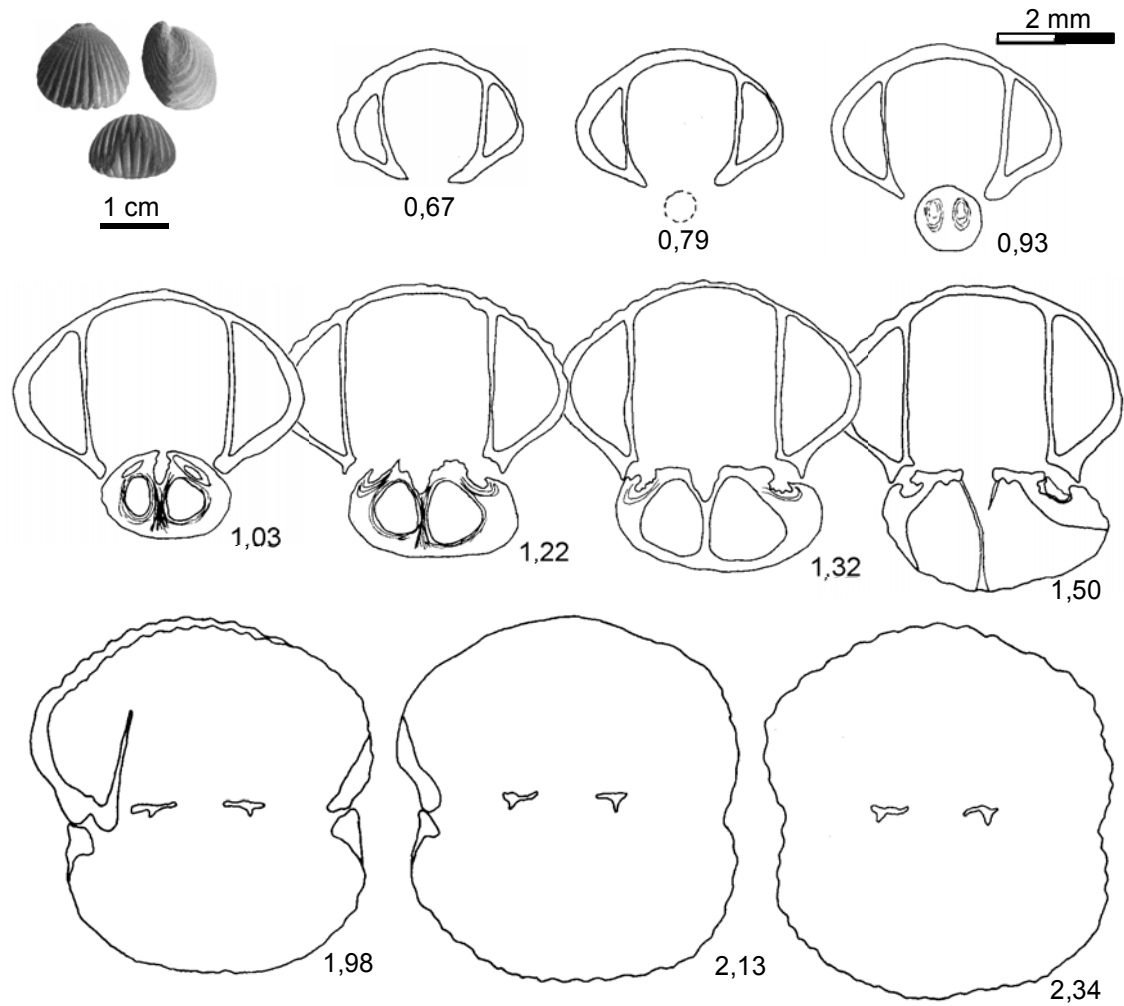


Figura 28. *T. dunrobinensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-22/128 de la Zona Jamesoni (Subzona Taylori) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,65, A=12,12, E=9,56.

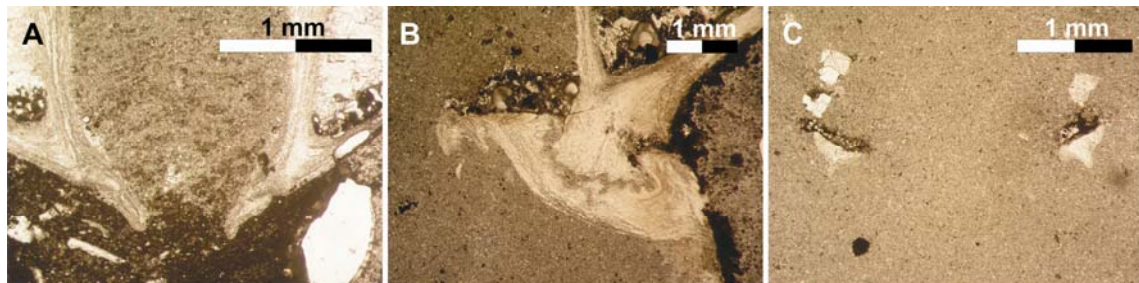


Figura 29. *T. dunrobinensis*. Fotografías de detalle del ejemplar PR-26/69 (Zona Jamesoni, Subzona Taylori). A) Valva ventral mostrando las placas deltidiales disjuntas a 1,00 mm del umbo; B) dientes y fosetas crenulados, con el borde externo de la foseta recubriendo mucho al diente, a 2,40 mm del umbo; C) crura de sección triangular a 3,05 mm del umbo.



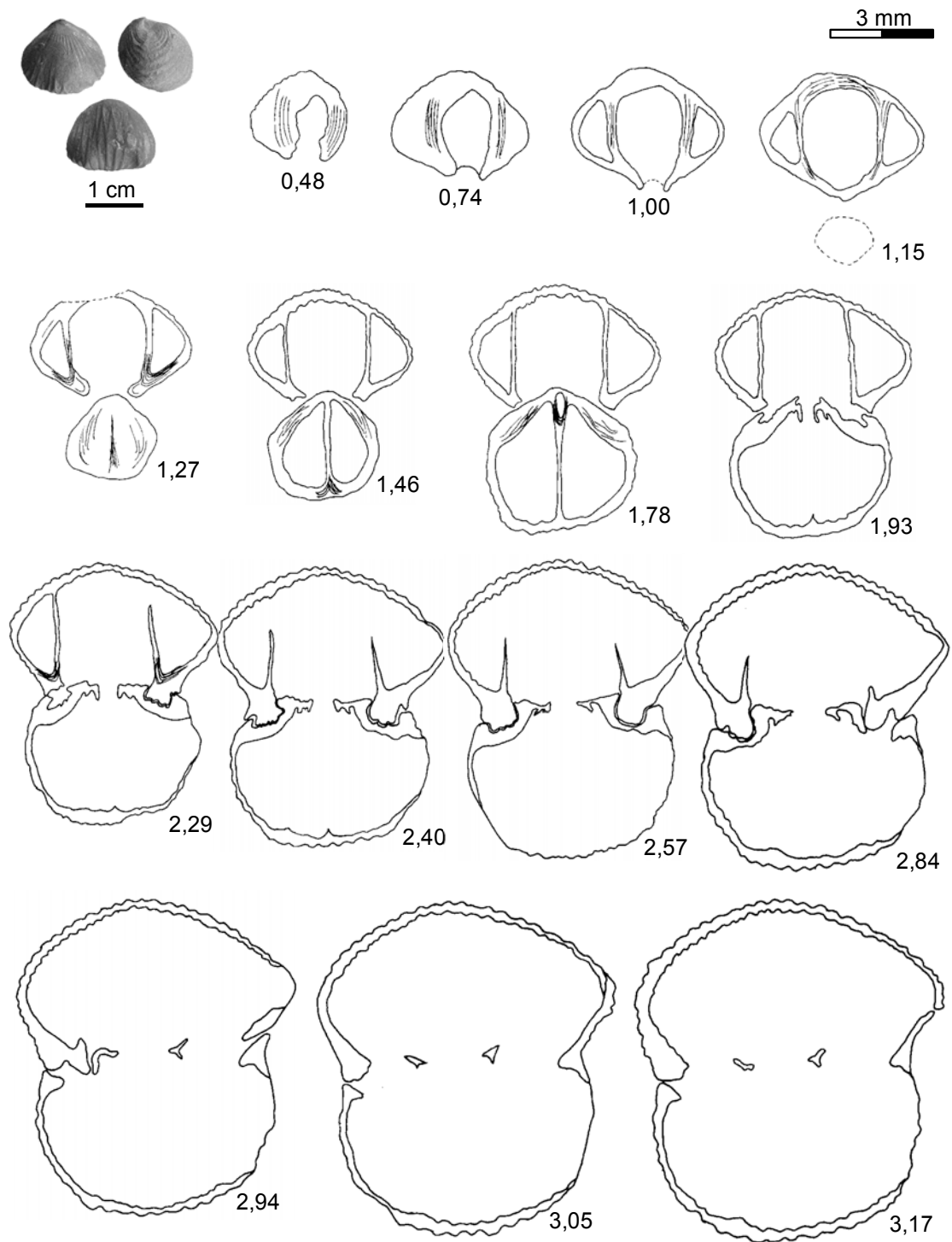


Figura 30. *T. dunrobinensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-26/69 de la Zona Jamesoni (Subzona Taylora) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,84, A=14,69, E=12,29.

En Almonacid de la Cuba 1 se han localizado cuatro niveles de calizas con rinconélidos que no presentan evidencias de transporte ni de selección de tamaños (con excepción, quizás, de 1CU-63) y que han sido recogidos muy próximos entre sí. Los gráficos que relacionan las variables L, A y E (figuras 31A y B) muestran unas nubes de puntos con una distribución homogénea, más evidente en el caso de la relación L-A. Los mayores valores de la longitud se detectan en el nivel 63, con tres ejemplares de tamaño superior a los 17 mm, aunque los cuatro lotes se agrupan mayoritariamente en un rango de longitudes comprendido entre los 10 y los 16 mm. El rango de anchuras es algo mayor y se sitúa entre los 9 y los 17 mm. Los espesores mayores se localizan en los ejemplares del nivel 108. En general, y con excepción de la longitud para los individuos del nivel 108, las medias de L, A y E en los restantes niveles encajan perfectamente con las obtenidas para toda la especie en esta sección estratigráfica.

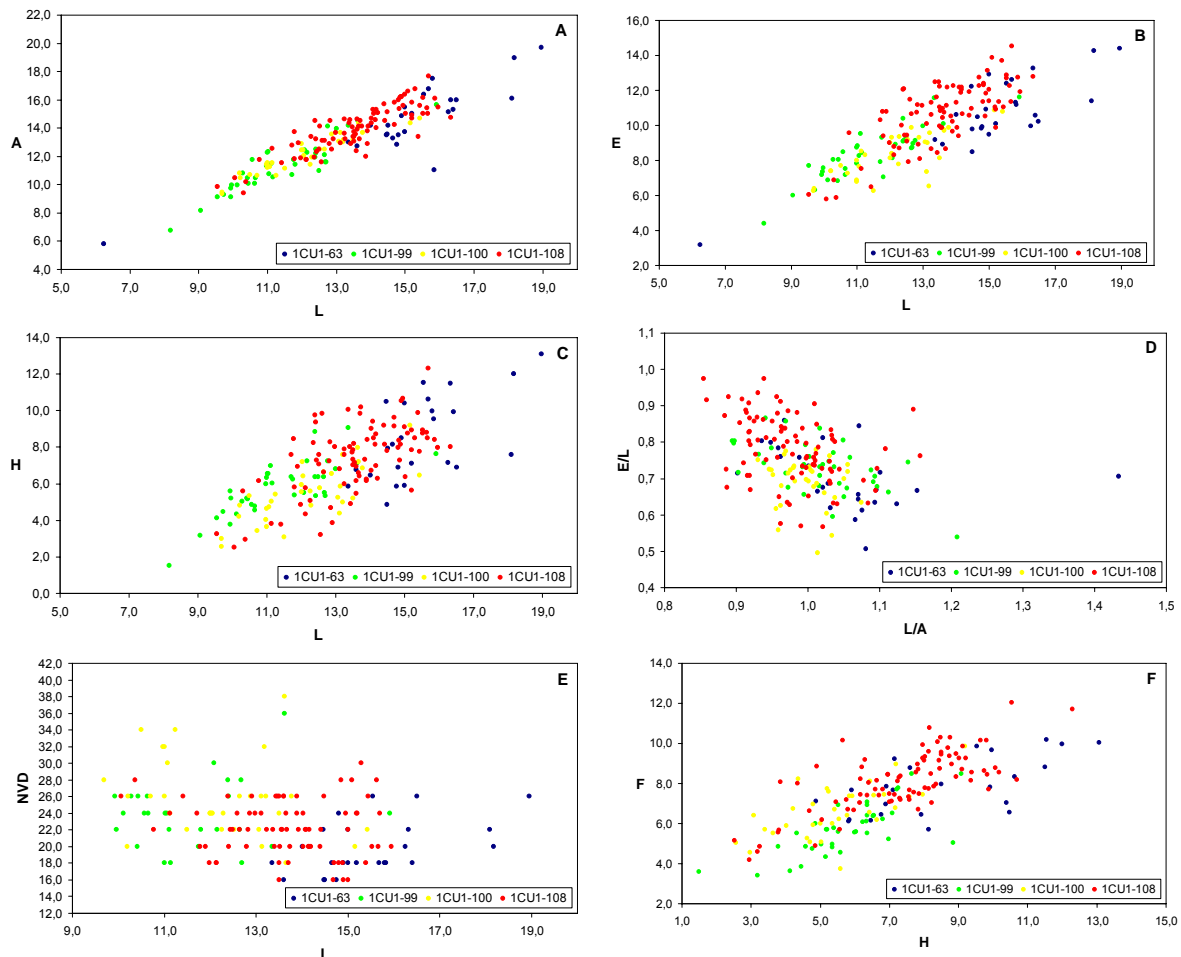


Figura 31. Poblaciones de *T. dunrobinensis* de los niveles 63 (N=26), 99 (N=37), 100 (N=33) y 108 (N=89) de Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida en los flancos.

La altura del pliegue (figura 31C) es también más grande en los ejemplares de mayor longitud, aunque algunos ejemplares del nivel 108 presentan pliegues altos con un tamaño relativamente pequeño. En relación a los índices de redondez y globosidad (figura 31D), sólo una parte de los ejemplares del nivel 108 presentan un perfil lateral de globoso a subesférico, mientras que los restantes poseen conchas globosas (E/L entre 0,6 y 0,9). En lo que se refiere a la redondez del contorno, las conchas presentan mayoritariamente un contorno ovalado lateralmente ( $L/A < 1$ ). Estos datos son coherentes con los calculados para el total de *T. dunrobinensis* en Almonacid de la Cuba 1.

Los ejemplares de los cuatro niveles presentan la misma media relativa al número de costillas en el pliegue que el total de la especie. Los del nivel 108 presentan, además, el mismo número de costillas en la valva dorsal (media=22), mientras que los de 1CU-99 y 1CU-100 tienen entre 2 y 4 costillas más de media y los del nivel 63, 4 menos (figura 31E).

La relación altura/anchura del pliegue (figura 31F) es bastante variable en las poblaciones consideradas. En los niveles 63 y 108 se encuentran ejemplares con pliegues más elevados y abiertos de lo esperable para la media de la especie en esta sección, mientras que en los niveles 99 y 100 el desarrollo del pliegue en anchura y altura es mucho menor.

### Discusión

Los dos ejemplares que DAVIDSON (1852) asignó inicialmente a la especie "*Rhynchonella*" *lacunosa* fueron posteriormente incluidos (DAVIDSON, 1878) en *Rhynchonella tetraëdra* debido a un error en la datación de los niveles de procedencia. En efecto, DAVIDSON, que no había recogido personalmente el material, creyó que dichos ejemplares procedían del Oxford Clay, es decir, del Jurásico Superior. Años más tarde comprobó que los dos rinconélidos procedían del Jurásico Inferior, concretamente de la Zona de *Ammonites oxynotum* y de ahí el cambio en la asignación específica.

A partir de las figuraciones de DAVIDSON, ROLLIER (1917) las define como "*Rhynchonella*" *dunrobinensis* nov. sp. y AGER (1956) designa como lectotipo uno de los ejemplares.

De entre las *Tetrarhynchia* descritas en este trabajo, *T. dunrobinensis* puede asemejarse a *T. ranina* (SUESS, 1861), con la que además coexiste. Sin embargo, esta última especie presenta un pliegue más elevado y una valva ventral más aplastada. La anchura relativa, la altura del pliegue en relación a la anchura del seno frontal y en

relación a la longitud son mayores en *T. ranina* que en *T. dunrobinensis*. Los valores de los índices de globosidad de las conchas son siempre menores en *T. dunrobinensis*, oscilando entre 0,75 y 0,80, mientras que en *T. ranina* el rango de variación se sitúa entre 0,87 y 1,04. Esto indicaría que el perfil lateral de las conchas tiende a ser globoso en el conjunto de las *T. dunrobinensis* y subesférico en el de las *T. ranina* por efecto de la mayor altura del pliegue.

Por su parte, *T. dunrobinensis* se diferencia de *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812) por su perfil lateral más deprimido (índice de globosidad más bajo), un pliegue frontal menos desarrollado tanto en longitud como en anchura (valores medios menores de la altura, la anchura, la relación altura del pliegue/longitud de la concha, la altura del pliegue en relación a la anchura del seno y la anchura relativa del pliegue) y sus costillas menos pronunciadas. Además, *T. dunrobinensis* se registra antes que *T. tetrahedra*.

A pesar de tratarse de otro género, las formas de *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852), contemporáneas de *T. dunrobinensis*, presentan ciertas similitudes morfológicas y también algunas diferencias que nos permiten caracterizar ambas especies. Por ejemplo, *G. curviceps* presenta un índice de globosidad más alto que indica que su perfil lateral es subesférico, una forma general marcadamente globosa que se acentúa en la región umbonal dorsal y un pliegue frontal menos marcado que *T. dunrobinensis*.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

La especie *T. dunrobinensis* es muy abundante en Reino Unido (Yorkshire, Sutherlandshire). También ha sido citada en Francia (Quercy), Bulgaria, España (cordilleras Ibérica y Cantábrica), así como en el norte de Argelia y en Canadá.

En el trabajo de DAVIDSON (1878) los ejemplares de *T. dunrobinensis* se asignan a la Zona de *Ammonites oynotum*, es decir, al Sinemuriense Superior. AGER (1956) la refiere además a las zonas Jamesoni y Davoei del Pliensbachense Inferior.

GOURION (1960), en su trabajo sobre braquiópodos del Lías de Argelia occidental, atribuye a esta especie una edad que corresponde a la parte inferior del Lías medio.

En Canadá, AGER & WESTERMANN (1963) y MANCEÑIDO & DAGYS (1992) sitúan la aparición de esta especie en el Sinemuriense Inferior, probablemente dentro de la Zona Semicostatum.

La biozonación con braquiópodos para el Jurásico Inferior de los Balcanes (TCHOUMATCHENCO, 1971, 1996; REVERT & TCHOUMATCHENCO, 1973) establece su

distribución desde la Zona Obtusum del Sinemuriense Superior a la base de la Zona Davoei del Pliensbachense Inferior, definiendo una Biozona de Tetrarhynchia dunrobinensis con este rango.

CUBAYNES *et al.* (1984) la encuentran en Quercy (Francia), en las calizas margosas con *Platyleuroceras* (Zona Jamesoni).

En los Pirineos franco-españoles, ALMÉRAS & FAURÉ (2000) señalan su distribución entre el Sinemuriense Superior (Zona Raricostatum) hasta el Pliensbachense Inferior (Zona Jamesoni, Subzona Brevispina).

La Biozona de Tetrarhynchia dunrobinensis también se define para la Cordillera Ibérica en el trabajo de GOY *et al.* (1984), asignándosele una extensión entre la Zona Raricostatum (Sinemuriense Superior) y la Subzona Taylori de la Zona Jamesoni. Estos autores indican que la especie se registra también en la Subzona Brevispina de la Zona Jamesoni. SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la sitúan desde la Zona Raricostatum del Sinemuriense Superior hasta la Zona Jamesoni (Subzona Brevispina). En Mallorca también ha sido citada en la Zona Jamesoni (ÁLVARO *et al.*, 1989).

En la costa asturiana, COMAS-RENGIFO *et al.* (2008) y COMAS-RENGIFO & GOY (2010) la sitúan desde la Zona Raricostatum del Sinemuriense Superior hasta algo más de la mitad de la Zona Jamesoni.

En las secciones estudiadas en este trabajo, *T. dunrobinensis* presenta idéntica extensión vertical, que comprende desde los últimos niveles del Sinemuriense (sección de Talveila) hasta la Zona Jamesoni, Subzona Brevispina en Préjano. Se ha encontrado en los tres sectores estudiados de la Cordillera Ibérica: Sector Septentrional, donde es muy abundante (Castrovido, Talveila y Préjano), Rama Castellana (La Ventosa del Ducado, donde la especie está representada únicamente por cinco ejemplares) y Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1 y Sierra Palomera), muy frecuente en la primera localidad.

***Tetrarhynchia ranina* (SUESS, 1861)**

Tablas 11-16; figuras 32-40; tablas XIII-XVII en Anexo II  
Lámina 4, figuras 1-22; Lámina 5, figuras 1-6

1861. *Rhynchonella ranina* SUESS, pág. 591, lám. 1, fig. 5.  
1861. *Rhynchonella ranina* SUESS. OPPEL, pág. 536.  
1880. *Rhynchonella ranina* SUESS. CHOFFAT, págs. 5, 9, 11.  
1925a. *Rhynchonella ranina* SUESS. DUBAR, pág. 272.  
1931. *Rhynchonella ranina* SUESS. DUBAR, pág. 18, lám. 1, fig. 4.  
1931. *Rhynchonella* cf. *linki* CHOFFAT in coll. DUBAR, págs. 19-20, lám. 2, fig. 12.  
1969. *Tetrarhynchia tetraëdra* (SOWERBY). REVERT, lám. 1, fig. 1.  
1971. *Tetrarhynchia tetraëdra* (SOWERBY). REVERT, pág. 216, fig. 2.  
? 1974a. "*Rhynchonella*" aff. *ranina* SUESS. GOY, pág. 774, lám. 108, fig. 8.  
1982. "*Rhynchonella*" *ranina* SUESS. ALMÉRAS & MOULAN, pág. 282.  
1983. *Homoeorhynchia ranina* (SUESS). MOUTERDE, DOMMERGUES & ROCHA, pág. 213, lám. 13, figs. 9-10; lám. 15, figs. 2-3.  
1984. *Gibbirhynchia ranina* (DUBAR). CUBAYNES, BOUTET, DELFAUD & FAURÉ, pág. 354.  
1987. *Tetrarhynchia* sp. (= *Rhynchonella ranina* SUESS in DUBAR, 1931). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
2000. *Tetrarhynchia ranina* (SUESS). ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 14, figs. 2-8.  
2008. *Tetrarhynchia* aff. *ranina* (SUESS). COMAS-RENGIFO *et al.*, pág. 261.  
2010. *Tetrarhynchia ranina* (SUESS). COMAS-RENGIFO & GOY, lám. 1, fig. 12a-c.  
2010. *Tetrarhynchia ranina* (SUESS). ALMÉRAS, BÉCAUD & COUGNON, lám. 2, fig. 9.

Diagnosis

*Tetrarhynchia* de tamaño medio, con contorno de ovalado a subpentagonal y perfil lateral planoconvexo. Destaca la presencia de un pliegue dorsal muy marcado, con flancos bien definidos y convergentes. Costillas de tipo *tetrahedra*, generalmente con una o dos en los flancos que no se prolongan hasta la comisura. No se observa área posterior lisa. Nates pequeño, ligeramente recurvado, con foramen submesotírido. Las aristas laterales del umbo suelen estar bien definidas. Láminas dentales divergentes hacia la parte anterior de la concha y normalmente rectas y paralelas en sentido dorsoventral. Placas deltidiales cortas. En la zona de articulación, los dientes son rectos, poco desarrollados y escasamente crenulados. Fosetas alargadas. Placas septaliales cortas, con un septo medio dorsal delgado y también corto.

Ejemplar tipo

Tiene categoría de holotipo y fue designado por SUESS en 1861 (lám. 1, fig. 5). ALMÉRAS & FAURÉ (2000) definieron un paratipo de la Zona Jamesoni de Quiaios (Vales das Fontes, Portugal) figurado en el trabajo de MOUTERDE *et al.* (1983, lám. 15, figs. 2-3)

Material estudiado

375 ejemplares repartidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	121	74
Préjano (PR)	Sector Septentrional	83	58
Talveila (TV)	Sector Septentrional	19	11
Almonacid de la Cuba 1 (1CU)	Rama Aragonesa	128	106
Renales (RE)	Rama Castellana	24	17

Los ejemplares medidos suponen el 71% de todo el material clasificado.

### Dimensiones

A continuación se incluyen las tablas dimensionales (tablas 11-15), seguidas de los valores de la desviación típica (tabla 16) obtenidos para las variables analizadas.

A	LD	L	E	ED	EV
14,05 (8,03 - 21,62)	11,09 (5,85 - 17,27)	12,15 (6,24 - 19,27)	11,37 (5,25 - 18,02)	8,92 (4,16 - 14,46)	2,41 (1,03 - 4,31)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,84 (4,51 - 13,42)	9,09 (4,23 - 15,22)	22 (16 - 32); 20	3 (1 - 5); 3	0,86 (0,70 - 1,03)	0,94 (0,71 - 1,16)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,78 (0,67 - 0,90)	0,21 (0,07 - 0,33)	1,16 (0,97 - 1,42)	1,16 (0,88 - 1,67)	0,75 (0,50 - 1,10)	0,56 (0,40 - 0,80)

Tabla 11. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=74) de *T. ranina* en la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido.

A	LD	L	E	ED	EV
12,49 (5,77 - 21,3)	9,82 (5,04 - 16,51)	10,68 (6,2 - 19,23)	9,32 (2,85 - 15,71)	7,31 (1,45 - 12,73)	2,01 (0,52 - 3,98)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,48 (3,10 - 12,61)	7,64 (1,93 - 13,10)	22 (16 - 32); 24	4 (1 - 6); 3	0,86 (0,70 - 1,07)	0,87 (0,45 - 1,13)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,78 (0,51 - 0,93)	0,22 (0,07 - 0,49)	1,18 (0,93 - 1,42)	1,03 (0,36 - 1,41)	0,72 (0,20 - 1,05)	0,60 (0,34 - 0,75)

Tabla 12. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=58) de *T. ranina* en la Zona Jamesoni de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
15,46 (7,91 - 22,25)	12,54 (6,7 - 17,27)	13,71 (7,65 - 19,27)	12,50 (4,30 - 18,60)	9,92 (2,93 - 16,34)	2,58 (0,84 - 4,71)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,55 (5,00 - 11,84)	10,78 (2,96 - 17,31)	19 (10 - 32); 18	3 (1 - 6); 3	0,89 (0,72 - 1,13)	0,91 (0,56 - 1,22)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,78 (0,50 - 0,94)	0,22 (0,06 - 0,50)	1,13 (0,88 - 1,39)	1,27 (0,46 - 2,49)	0,78 (0,28 - 1,15)	0,56 (0,37 - 0,83)

Tabla 13. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=106) de *T. ranina* en la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
17,24 (15,49 - 19,19)	13,35 (11,78 - 15,18)	13,67 (12,92 - 15,95)	14,33 (11,99 - 18,75)	11,68 (9,95 - 15,40)	2,66 (1,88 - 4,47)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
9,70 (7,15 - 13,49)	11,24 (9,35 - 14,48)	17 (14 - 24); 17	3 (4 - 2); 2	0,84 (0,76 - 0,91)	1,04 (0,91 - 1,21)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,85 (0,68 - 0,99)	0,18 (0,14 - 0,26)	1,20 (1,10 - 1,31)	1,18 (0,92 - 1,56)	0,82 (0,67 - 0,94)	0,59 (0,46 - 0,71)

Tabla 14. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=17) de *T. ranina* en la Zona Jamesoni de la sección de Renales.

A	LD	L	E	ED	EV
15,57 (12,87 - 20,78)	12,73 (10,15 - 15,74)	13,98 (11,10 - 17,73)	11,67 (8,28 - 18,20)	8,95 (5,61 - 15,91)	2,63 (1,51 - 3,57)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,08 (5,97 - 11,54)	8,27 (4,50 - 15,39)	19 (16 - 22); 20	2 (1 - 4); 2	0,90 (0,83 - 0,99)	0,83 (0,62 - 1,12)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,76 (0,67 - 0,87)	0,24 (0,13 - 0,33)	1,12 (1,01 - 1,20)	1,01 (0,64 - 1,40)	0,59 (0,34 - 0,95)	0,52 (0,42 - 0,60)

Tabla 15. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=11) de *T. ranina* de la sección de Talveila.

CASTROVIDO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,85	2,35	2,58	2,64	2,28	0,77	1,72	2,29	3,28	0,92
PRÉJANO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
3,08	2,57	2,80	2,85	2,40	0,78	2,03	2,55	2,87	1,06
ALMONACID DE LA CUBA 1									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,45	1,68	1,80	2,76	2,78	0,84	1,50	3,33	4,28	0,89
RENALES									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,35	1,02	1,03	2,05	1,73	0,66	1,57	1,69	2,55	0,75
TALVEILA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,47	1,78	2,25	3,22	3,11	0,56	1,50	3,15	1,99	0,90

Tabla 16. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *T. ranina* de las secciones estudiadas.

#### Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño medio, con valores de la anchura siempre mayores que los de la longitud y el espesor. En las secciones estudiadas, los ejemplares de mayor tamaño se encuentran en Almonacid de la Cuba 1, con medias de  $L=13,71$  mm,  $A=15,46$  mm y  $E=12,50$  mm, seguidos por los de Castrovido y Préjano (figuras 32A y B). Los valores de la desviación estándar son bajos para las medias de estas variables (tabla 16), lo que indica que la dispersión de los datos es pequeña en relación al promedio calculado. El eje de anchura máxima se sitúa aproximadamente hacia la mitad de la longitud. En los ejemplares juveniles suele estar desplazado hacia la parte posterior de la concha. El contorno es ovalado lateralmente, con índices de redondez menores de 1; se observa un ligero aplastamiento en la zona frontal. Conchas moderadamente globosas en perfil lateral, con valores del índice de redondez alrededor de 0,9. Planoconvexos, con la valva dorsal bastante convexa desde su inicio, fuertemente abombada en su tercio anterior y la ventral, en general, más aplanada. El espesor de la valva dorsal es elevado (relación  $ED/E=0,78$  en los ejemplares de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 y de 0,85 en los de Renales); suele ser tres o incluso cuatro veces mayor que el de la valva ventral.

El abombamiento de la valva menor se relaciona con la presencia de un pliegue dorsal estrecho y muy elevado, con flancos bien definidos y convergentes, que aparece pronto en el crecimiento. El tamaño del pliegue es muy variable (figura 32C), aunque en general su altura es grande, sobre todo para los ejemplares de mayores dimensiones, registrados en Almonacid de la Cuba 1 y, en menor medida, en Renales. La anchura muestra rangos de variación mucho menores. Los promedios del cociente  $H/F$  indican que la altura del pliegue constituye aproximadamente las 3/4 partes de la longitud total de la concha, mientras que su anchura es sólo ligeramente mayor que la mitad de la anchura máxima. Costillas agudas de tipo *tetrahedra*, con valores medios de 22 para los ejemplares de Préjano y Castrovido, de 19 para los de Almonacid de la



Cuba 1 y de 17 en Renales; de ellas, entre 1 y 6 se sitúan en el pliegue medio, siendo más frecuentes los ejemplares que presentan tres costillas en el pliegue. Como ya señalara DUBAR (1931), se observa que en ocasiones algunas costillas desaparecen antes de alcanzar la comisura frontal. La máxima dispersión de los datos (valores de  $\sigma^2$ , tabla 16) se encuentra en el número de costillas de la valva dorsal, como se puede apreciar también en la figura 32D. No suele ser frecuente encontrar un área posterior lisa.

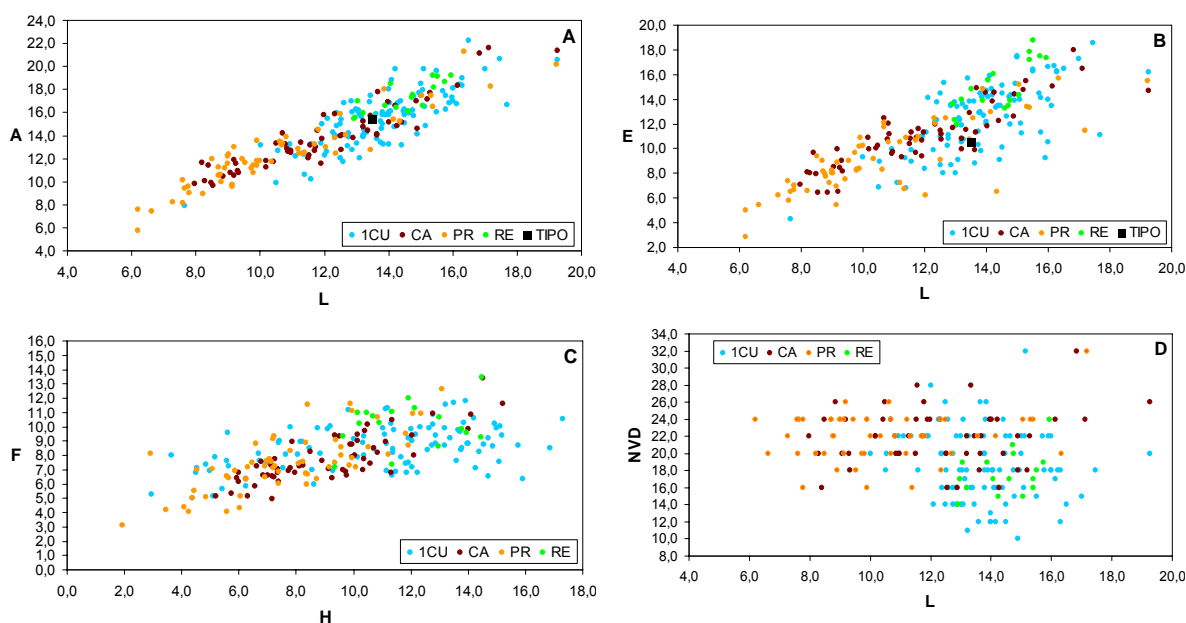


Figura 32. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *T. ranina* estudiados en la Zona Jamesoni de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 1CU: N=106, CA: N=74, PR: N=58 y RE: N=17. En negro: dimensiones del tipo<sup>3</sup>.

Comisura frontal monoplegada. Comisura lateral típicamente en zigzag, con una *squama glotta* en general bien desarrollada cerca del nates.

Umbo ventral pequeño, poco globoso y con grado de recurvamiento muy variable, desde incurvado a muy incurvado. Aristas laterales del umbo marcadas. Foramen poco visible, submesotírido.

La figura 33 muestra la variabilidad morfológica de algunos ejemplares procedentes de cuatro de las cinco secciones en las que se ha registrado esta especie.

<sup>3</sup> Las dimensiones del tipo incluido en los gráficos longitud/anchura y longitud/espesor corresponden a las del paratipo definido por MOUTERDE *et al.* (1983, lám. 15, fig. 3): L=13,5 mm, A=15,5 mm y E=10,5 mm.

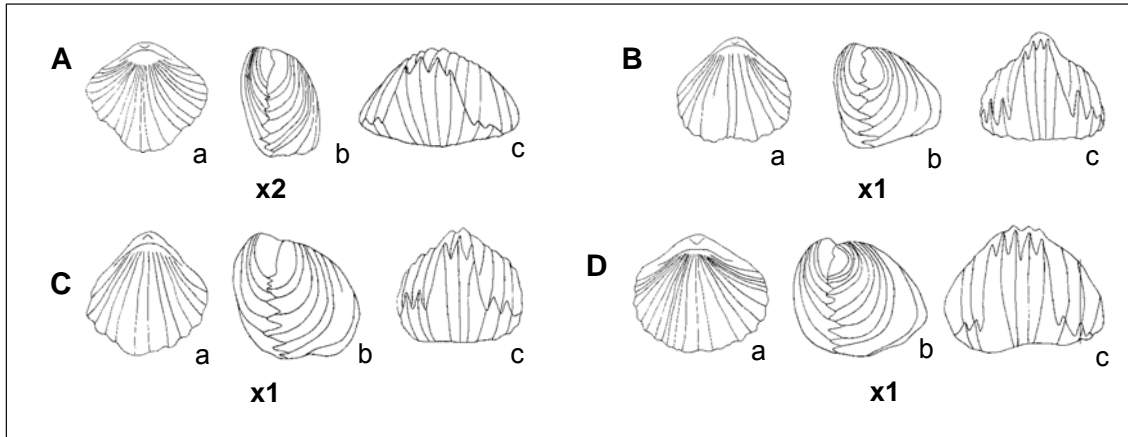


Figura 33. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de *T. ranina*. A) PR-103/8 (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni), con L=7,78, A=8,99 y E=7,05; B) 1CU-48/20 (Zona Jamesoni), con L=14,94, A=17,72 y E=15,30; C) TV-25.11/4 (Zona Jamesoni), con L=17,73, A=17,91 y E=16,30; D) CA-217/2 (Zona Jamesoni), con L=16,84, A=21,17 y E=18,02. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

#### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de tres ejemplares: PR-103/24 (figura 34), 1CU-49/2 (figura 35) y 1CU-171/3 (figura 36).

Cavidad umbonal subrectangular de gran tamaño (PR-103/24, figura 34), aunque en ocasiones puede ser ovalada en sentido dorsoventral (1CU-49/2, figura 35) o muy reducida (1CU-171/3, figura 36). No se ha observado collar peduncular. Cavidades laterales subtriangulares limitadas por láminas dentales gruesas que se presentan, bien subparalelas, bien mostrando cierta convergencia hacia el interior de la valva ventral. El externo dorsal de las láminas dentales se mantiene hasta el final de la articulación. Placas deltoidales disjuntas. Dientes rectos y débilmente crenulados que prácticamente se insertan en la vertical. Dentículos pequeños redondeados en su extremo.

Placas septaliales reducidas que definen un septalio en general profundo de morfología variable. Placas cardinales subhorizontales, cortas, con bases crurales redondeadas. Septo medio muy fino y corto, ausente ya en las secciones seriadas realizadas a muy pocos milímetros del umbo. Fosetas alargadas y oblicuas, muy crenuladas. Presencia de fosetas accesorias. Crura raduliforme de sección triangular.

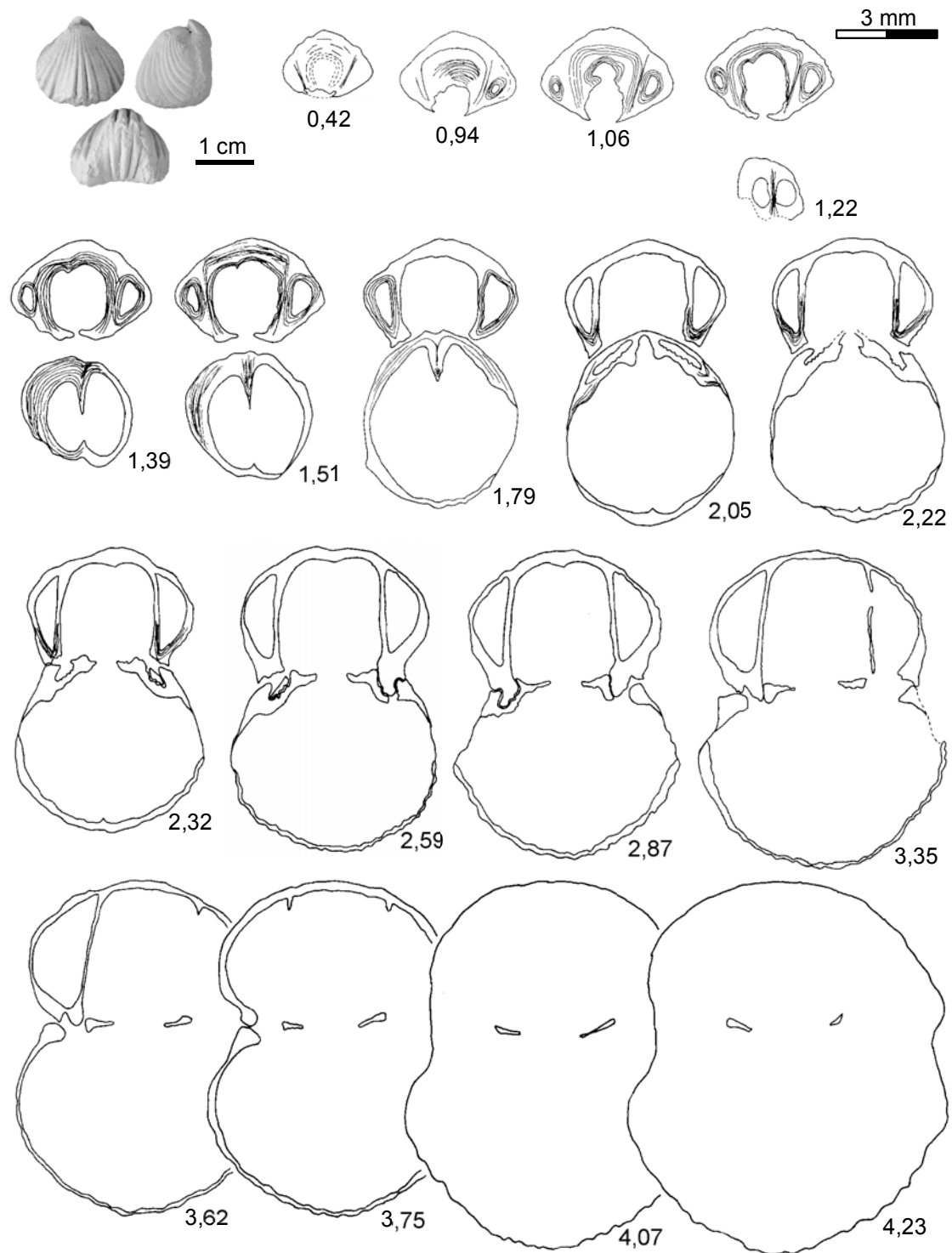


Figura 34. *T. ranina*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-103/24 de la Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=15,39, A=16,49, E=13,35.

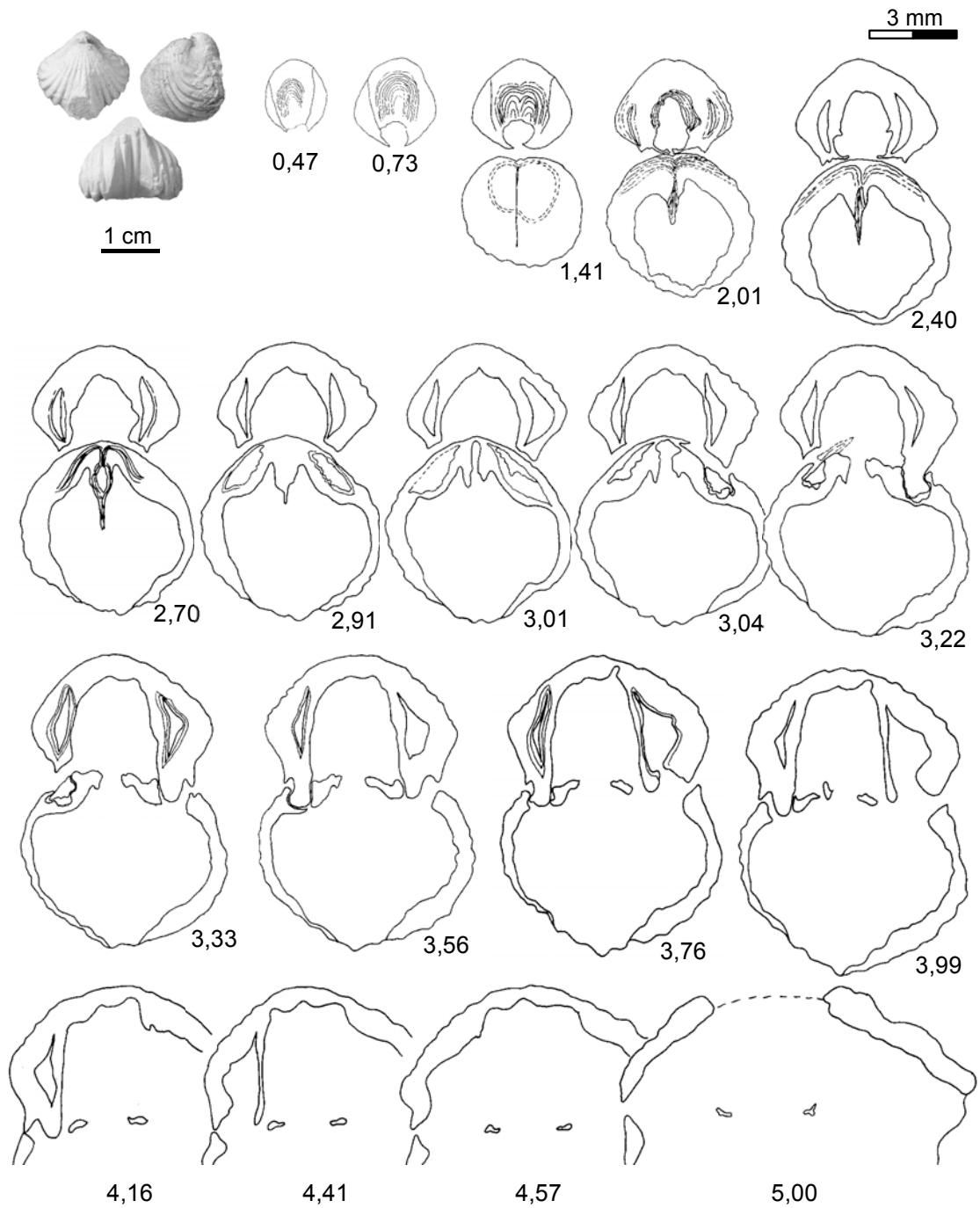


Figura 35. *T. ranina*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-49/2 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=15,07, A=17,95, E=14,37.

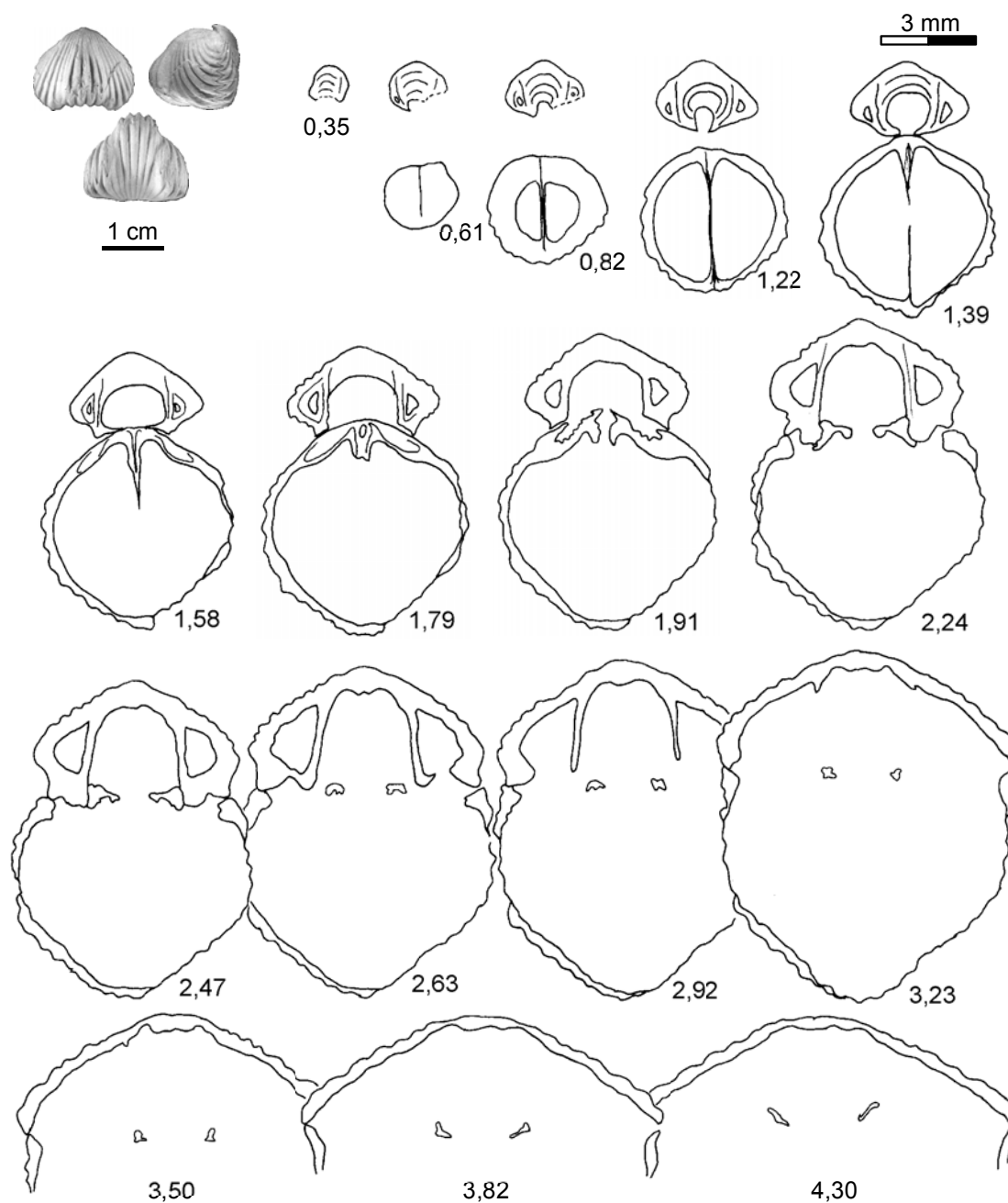


Figura 36. *T. ranina*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-171/3 de la Zona Ibex de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=13,98, A=15,82, E=14,21.

Las figuras 37 y 38 muestran fotografías de detalle realizadas bajo lupa binocular de algunas de las secciones seriadas de los ejemplares 1CU-49/2 y PR-103/24, respectivamente.

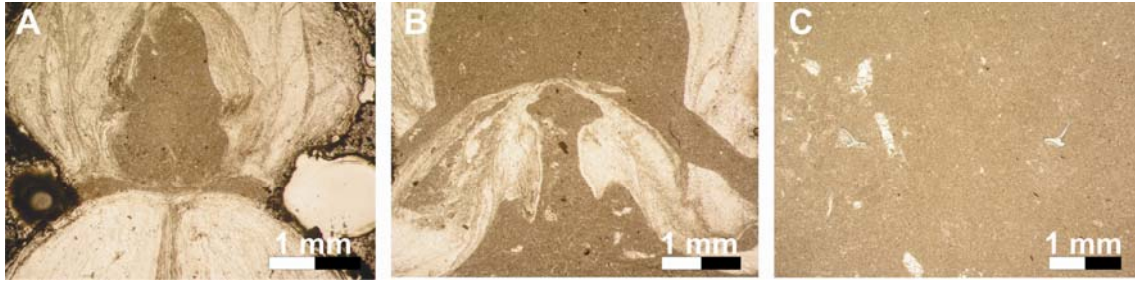


Figura 37. *T. ranina*. Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-49/2 (Zona Jamesoni). A) Valva ventral con placas deltidiales disjuntas a 2,01 mm del umbo; B) aspecto del septalio (a 3,04 mm); C) Crura radulifer (a 5,00 mm).

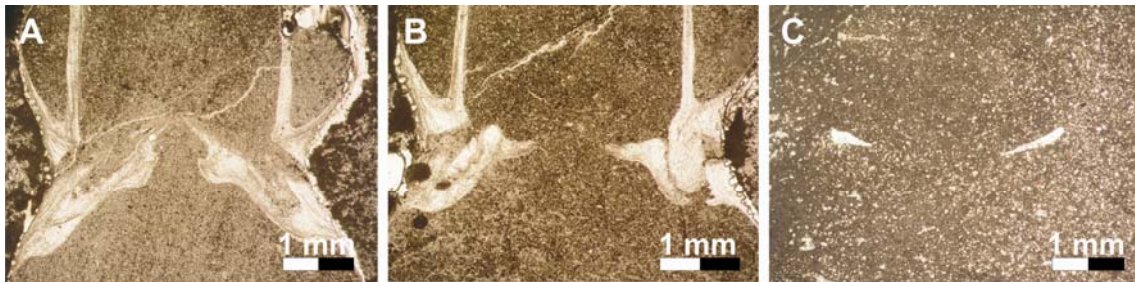


Figura 38. *T. ranina*. Fotografías de detalle del ejemplar PR-103/24 (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni). A) Septalio profundo a 2,05 mm del umbo; B) placas cardinales horizontales y cortas (a 2,59 mm); C) crura radulifer de sección triangular (a 4,07 mm).

#### Variabilidad intraespecífica

En las secciones estudiadas se han registrado tres niveles carbonáticos con  $N \geq 25$  ejemplares: dos en Almonacid de la Cuba 1 (niveles 49 y 108) y uno en Prójano (nivel 103). Los rinconélidos no muestran evidencias de desgaste y, por tanto, de transporte, presentan las valvas articuladas, están bien conservados y aunque aparecen algo dispersos en las capas se disponen siempre próximos entre sí. Las tablas XIII-XVII incluidas en el Anexo II recogen los valores de las variables.

Las dos poblaciones de *T. ranina* de Almonacid de la Cuba 1 se separan claramente en relación a la longitud, la anchura y el espesor (figuras 39A y B): los ejemplares del nivel 108 son más pequeños, más estrechos y con menor espesor que los del nivel 49. Lo mismo ocurre con la altura del pliegue frontal: a igualdad de longitud, la población del nivel 49 presenta pliegues más elevados (figura 39C). Los índices de redondez y globosidad indican contornos ovalados lateralmente para las dos poblaciones, con predominio de formas más globosas en el nivel 49 (figura 39D). La variabilidad intraespecífica es más acusada en relación a la densidad de costulación y a la anchura y altura del pliegue.

En la figura 39E se observa que los ejemplares del nivel 49, los de mayor tamaño, muestran un menor número de costillas que los del 108. Esto se debe a que los

ejemplares más grandes presentan también costillas más gruesas, que son más finas y numerosas en los de menor tamaño.

La misma circunstancia se produce con las costillas del pliegue: en PR-49 la media es de 2, y en PR-108 la media es de 3.

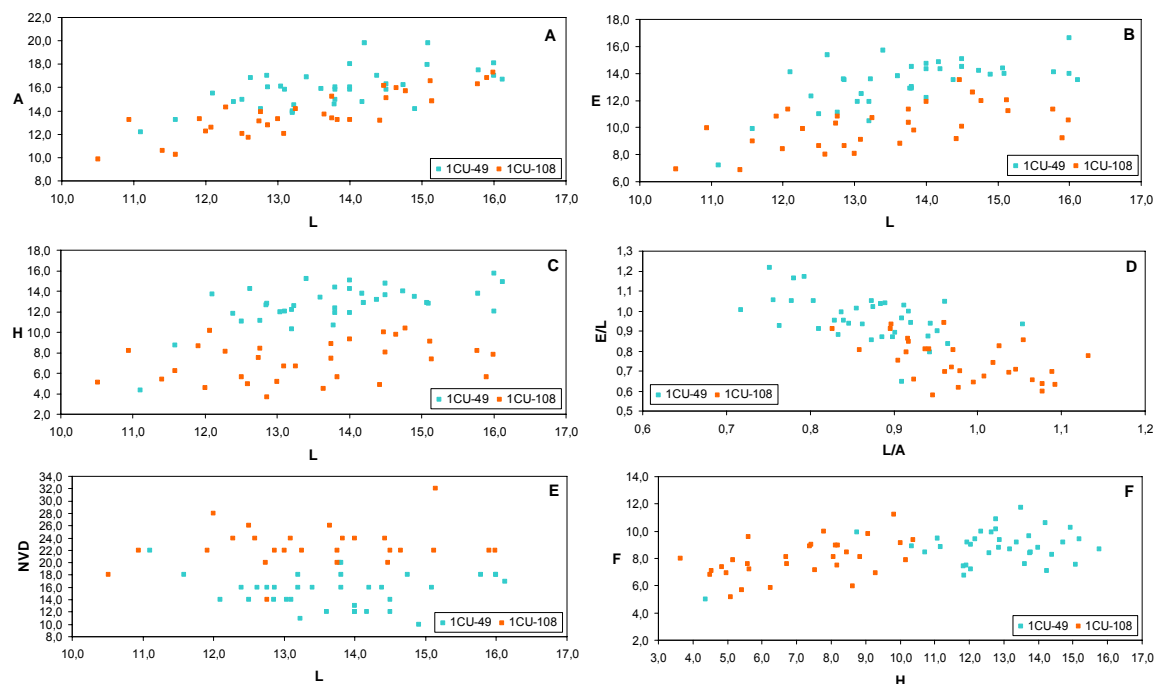


Figura 39. Poblaciones de *T. ranina* correspondientes a los niveles 1CU-49 (N=36) y 1CU-108 (N=31) de Amonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida entre los flancos.

El pliegue frontal tiene un desarrollo mayor en altura en los ejemplares más grandes, mientras que la anchura varía mínimamente. Se constata, pues, que uno de los caracteres más típicos de la especie (la presencia de un pliegue dorsal elevado y estrecho) se mantiene en las dos poblaciones prácticamente con independencia del tamaño.

Por lo se refiere a los ejemplares del nivel 103 de Préjano, presentan tamaños menores que los de Almonacid de la Cuba 1, pero mantienen la misma relación definida para la especie entre las tres magnitudes:  $A > L > E$  (figuras 40A y B).

La altura del pliegue es mucho menor, aunque es grande en relación a la longitud (figura 40C). Los índices que expresan el contorno y el perfil de las conchas definen conchas mayoritariamente globosas de contorno ovalado lateralmente (figura 40D). La variabilidad relativa a la densidad de costulación es mucho menor que en las

poblaciones de Almonacid 1. En el nivel 103 de Préjano todos los ejemplares, a excepción de uno, presentan entre 20 y 24 costillas en la valva dorsal (figura 40E) y una media de 4 en el pliegue. La altura del pliegue es acusada y, a diferencia del material de Almonacid de la Cuba 1, también lo es la anchura (figura 40F; ver también figura 33A).

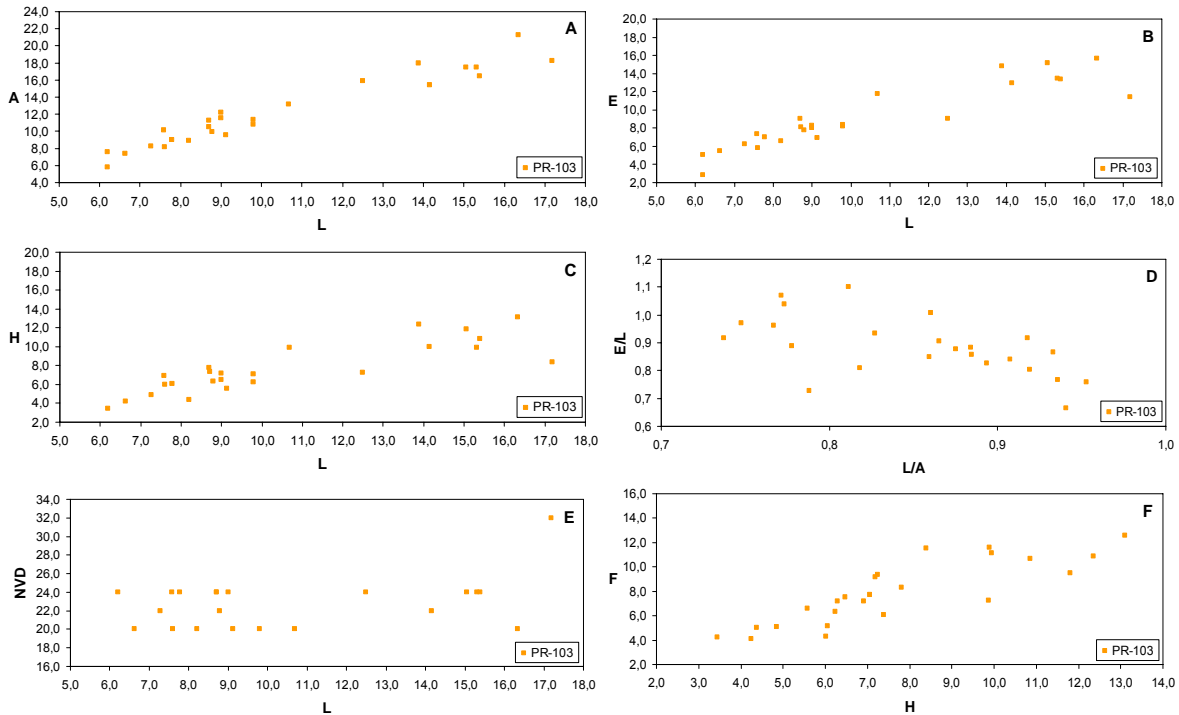


Figura 40. Poblaciones de *T. ranina* correspondientes al nivel PR-103 (N=25) de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida entre los flancos.

### Discusión

ALMÉRAS & FAURÉ (2000, pág. 139) ponen de manifiesto la problemática que presenta la definición de esta especie al reconocer en dos ejemplares de idéntica morfología (*sic*) procedentes de los Pirineos caracteres internos propios de *Gibbirhynchia* y de *Tetrarhynchia*. En realidad, la discusión a propósito de las similitudes morfológicas existentes entre los caracteres internos de ambos géneros ya había sido planteada por AGER (1956) y ROUSSELLE & BISCH (1967). Así, en *T. ranina* se detectan caracteres internos de *Tetrarhynchia*, tales como la presencia de una cavidad umbonal subrectangular, láminas dentales subparalelas o convergentes hacia el interior de la valva ventral, un septalio profundo y estrecho, un septo medio corto que no sobrepasa el plano de articulación de las valvas y dientes rectos ensanchados en su parte basal; y, simultáneamente, de *Gibbirhynchia*, como una cavidad umbonal reducida, septalio enmascarado, placas septaliales engrosadas, septo largo y presente hasta el final de las cruras y ausencia de fosetas accesorias. A pesar de esta mezcla de caracteres



atribuibles a *Tetrarhynchia* y *Gibbirhynchia*, que por otra parte expresan la estrecha relación existente entre ambos géneros, la morfología externa es muy característica y típica de la especie: pliegue dorsal muy elevado y bien definido, con flancos laterales convergentes, seno ventral profundo y perfil lateral marcadamente cinocéfaló. Este último rasgo está presente también en *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812), la especie más próxima morfológicamente a *T. ranina*. Sin embargo, *T. ranina* muestra en general valores menores del índice de redondez del contorno de la concha en vista dorsal que *T. tetrahedra* y mayores del índice de globosidad, es decir, del perfil en vista lateral. Asimismo, la convergencia de los flancos hace que el pliegue dorsal sea más estrecho en la región anterior y la mayor anchura en relación a la longitud confiere a las conchas de *T. ranina* un contorno más ovalado y alado que las de *T. tetrahedra*. Por último, las dos especies presentan rangos estratigráficos diferentes.

ALMÉRAS & MOULAN (1982) y ALMÉRAS & FAURÉ (2000) incluyen en la sinonimia de *T. ranina* a "*Rhynchonella*" cf. *linki* CHOFFAT, procedente de la Zona Jamesoni de los Pirineos (DUBAR, 1931, lám. 2, fig. 12) y perteneciente a la colección de BATALLER. Atendiendo a la morfología del ejemplar figurado y considerando su distribución estratigráfica, aceptamos la propuesta de estos autores.

Por otra parte, REVERT (1969) figuró como *T. tetrahedra* un ejemplar de *T. ranina* procedente de la Zona Jamesoni de Les Causses. Y, a consecuencia de esta determinación errónea, estableció una Zona de *Tetrarhynchia tetrahedra* correlacionada con la Zona Jamesoni (REVERT, 1971). La atribución de este ejemplar a *T. ranina* se ve reforzada por las observaciones del propio autor, quien afirma que "*en Les Causses esta especie no parece domeriense, sino carixiense*".

*T. ranina* es contemporánea de *T. dunrobinensis*, aunque las diferencias entre ambas son muy notables en lo que se refiere a la mayor altura del pliegue y convergencia de los flancos en *T. ranina*, así como umbo más globoso y densidad de costulación más homogénea en *T. dunrobinensis*.

Por último, el paratipo definido por MOUTERDE *et al.* (1983) incluido en las figuras 32A y B se ajusta perfectamente a la tendencia general de la distribución de la nube de puntos de esta especie para las variables longitud, anchura y espesor.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

La especie *T. ranina* ha sido citada en Francia (Les Causses, Quercy y Provenza), Alemania y Portugal (Polvoeira, Peniche, Quiaios). En España se ha encontrado en las cordilleras Ibérica y Cantábrica, Pirineos y Mallorca.

En Portugal, esta especie tiene una extensión vertical desde el Sinemuriense Superior, Zona Raricostatum, hasta el Pliensbachense Inferior, Zona Jamesoni (SUESS, 1861; CHOFFAT, 1880; MOUTERDE *et al.*, 1983).

En Alemania, OPPEL (1861) la ubica en la Zona de *Ammonites Oxynotus*.

DUBAR (1931) la sitúa en la Zona Jamesoni en los afloramientos de Cataluña y REVERT (1969, 1971) la localiza en la misma zona en los afloramientos de Les Causses (Francia). También en Francia, pero esta vez en la Provenza meridional, ALMÉRAS & MOULAN (1982) la encuentran en la parte basal del Pliensbachense Inferior. En Quercy ha sido citada en las calizas margosas con *Platyleuroceras* (CUBAYNES *et al.*, 1984).

En los Pirineos, ALMÉRAS & FAURÉ (2000) le dan una distribución comprendida desde la Zona Jamesoni hasta la zona Maculatum, localizando el acmé de esta especie en las subzonas Taylori y Polymorphus e indicando que es muy poco frecuente en las zonas Luridum y Maculatum.

En la zona sur del Macizo Armoricano (Francia), esta especie ha sido citada desde la Zona Jamesoni hasta la Subzona Maculatum de la Zona Davoei (ALMÉRAS *et al.*, 2010).

En la Cordillera Ibérica, SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la sitúan desde la Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni) hasta la Zona Ibex (Subzona Valdani). En la costa de Asturias, COMAS-RENGIFO *et al.* (2008) y COMAS-RENGIFO & GOY (2010) asignan a *T. ranina* una distribución desde la Zona Oxynotum del Sinemuriense hasta algo más de la mitad de la Zona Jamesoni.

En los afloramientos estudiados, la distribución vertical de *T. ranina* coincide con la de los Pirineos y la parte meridional del Macizo Armoricano francés. Se ha reconocido desde la Zona Jamesoni hasta el inicio de la Zona Davoei (Subzona Maculatum). Al igual que en los Pirineos, *T. ranina* es muy escasa en la Zona Davoei, habiéndose encontrado sólo tres ejemplares en Castrovido. Está presente en tres afloramientos del Sector Septentrional (Castrovido, Talveila y Préjano), en uno de la Rama Castellana (Renales) y en otro de la Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1).

***Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY, 1812)**

Tablas 17-21; figuras 41-48

Lámina 5, figuras 7-18; Lámina 6, figuras 1-6

1812. *Terabratula media* SOWERBY, pág. 191, lám. 83, fig. 5.  
 1812. *Terebratula tetraëdra* J. SOWERBY, pág. 191, lám. 83, fig. 4.  
 1830. *Terebratula media* SOWERBY. ZIETEN, pág. 54, lám. 41, figs. 1a-e.  
 1838. *Terebratula tetraedra* SOWERBY. VON BUCH, lám. 14, fig. 8.  
*pars* 1852. *Rhynchonella tetraëdra* SOWERBY. DAVIDSON, pág. 93, lám. 18, figs. 5, 8, 9.  
 1876. *Rhynchonella tetrahedra* (SOWERBY). TATE, págs. 420-421, lám. 15, fig. 20.  
 1878. *Rhynchonella tetraëdra* SOWERBY. DAVIDSON, pág. 198, lám. 29, fig. 6.  
 1885. *Rhynchonella tetraedra* SOWERBY. MALLADA, pág. 130, lám. 41, figs. 1-6.  
 1886. *Rhynchonella tetraëdra* SOWERBY. ROTHPLETZ, lám. 9, figs. 4, 12, 13.  
 ? 1889. *Rhynchonella variabilis* (SCHLOTHEIM). GEYER, lám. 5, figs. 1-4, 10.  
*non* 1892. *Rhynchonella tetraëdra* SOWERBY. PARONA, pág. 26, lám. 1, figs. 14-15.  
*non* 1911. *Rhynchonella tetrahedra* (SOWERBY). FLAMAND, lám. 2, figs. 1-3.  
 1918. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). BUCKMAN, págs. 41-42, lám. 13, figs. 4a, 4d.  
*pars* 1925a. *Rhynchonella tetraëdra* SOWERBY. DUBAR, pág. 272.  
 1956. *Tetrarhynchia tetrahedra* (J. SOWERBY). AGER, pág. 4, lám. 1, figs. 1-2.  
 1959. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). AGER, pág. 164.  
 ? 1964. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). RĂILEANU & IORDAN, págs. 7-8, lám. 1, figs. 1-2.  
 1967a. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). AGER, pág. 157.  
 1967a. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). SIBLIK, pág. 11, lám. 11, fig. 1.  
 1969. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). SUČIĆ-PROTIĆ, pág. 31, lám. 5, figs. 1-3; lám. 26, fig. 1.  
 1974a. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). GOY, pág. 781, lám. 108, figs. 9-10.  
*pars* 1975. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 323, lám. 5, fig. 1.  
 1979. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). CLUTSON, pág. 110, lám. 3, fig. 8.  
 ? 1982. *Tetrarhynchia* aff. *tetrahedra* (SOWERBY). MANTEA, POPA & IORDAN, lám. 7, fig. 1.  
 1982. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). ALMÉRAS & MOULAN, pág. 283.  
 1984. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). ALMÉRAS & ELMÍ, lám. 1, figs. 1-2.  
 1984. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
 1987. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
 1997. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 173.  
 2000. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 14, figs. 9-14.  
 2008. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). COMAS-RENGIFO, GARCÍA JORAL, GOY & RODRIGO, pág. 261.  
 2010. *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.

Diagnosis

*Tetrarhynchia* de tamaño medio, con un contorno generalmente trigonal. La valva ventral está aplanada y la dorsal es fuertemente convexa. Gran desarrollo del pliegue dorsal, que se destaca sobre el contorno de la valva dorsal. Flancos del pliegue de paralelos a ligeramente convergentes. Costillas agudas, de tipo *tetrahedra*, que en ocasiones no alcanzan la comisura frontal. Normalmente se encuentran entre 20 y 21 costillas en la valva dorsal y 3 en el pliegue. Umbo muy incurvado y poco globoso. Foramen pequeño, submesotírido. Láminas dentales fuertes que definen cavidades laterales alargadas en sentido dorsoventral y generalmente triangulares. Placas

septaliales engrosadas y cortas. Septo medio de escaso desarrollo. Crura raduliforme de sección triangular arqueada hacia la valva ventral.

#### Ejemplar tipo

Con categoría de holotipo, fue figurado por SOWERBY (1812, lám. 83, fig. 4) y refigurado por VON BUCH (1838, lám. 14, fig. 8) y AGER (1956, lám. 1, fig. 1). Se atribuye al Lías Medio (Pliensbachense Superior). Sus dimensiones son: L=18,2 mm, A=22,7 mm y E=19,1 mm.

#### Material estudiado

109 ejemplares repartidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Muro de Aguas (MA)	Sector Septentrional	15	15
Préjano (PR)	Sector Septentrional	8	8
La Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	1	1
Renales (RE)	Rama Castellana	7	4
Turmiel (TU)	Rama Castellana	9	8
Almonacid de la Cuba 1 (1CU)	Rama Aragonesa	22	20
Almonacid de la Cuba 2 (2CU)	Rama Aragonesa	9	9
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	38	19

#### Dimensiones

*T. tetrahedra* es la única especie que se ha registrado en casi todas las secciones estudiadas en este trabajo, con excepción de Castrovido y Talveila. Sin embargo, aunque el número de ejemplares que se ha podido medir constituye el 73% del total, su representación es mínima en la mayoría de las localidades. A la vista de estos datos, consideraremos para los estudios biométricos los ejemplares de Muro de Aguas, Almonacid de la Cuba 1, Sierra Palomera y Turmiel por encontrarse en estas secciones un número significativo de representantes de esta especie. Con objeto de homogeneizar la comparación, los gráficos de dispersión del apartado de descripción del material están referidos a los ejemplares de estas cuatro secciones, procedentes de la Zona Margaritatus. De los ocho ejemplares de Préjano asignados a *T. tetrahedra*, sólo dos se encuentran en la Zona Margaritatus. En Almonacid de la Cuba 2 *T. tetrahedra* se registra en la Zona Spinatum.

Las tablas 17 a 20 recogen los valores medios de las variables medidas y sus intervalos de variación; en la tabla 21 se indican los valores de la desviación estándar.

A	LD	L	E	ED	EV
9,80 (6,88 - 13,18)	7,99 (5,49 - 11,11)	8,87 (6,56 - 12,49)	6,60 (4,18 - 9,04)	4,87 (2,16 - 7,12)	1,73 (1,18 - 2,86)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,76 (3,14 - 8,50)	5,41 (2,49 - 7,95)	19 (14 - 28); 18	3 (2 - 5); 2	0,90 (0,84 - 1,03)	0,75 (0,63 - 0,86)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,52 - 0,82)	0,27 (0,18 - 0,48)	1,11 (0,97 - 1,19)	0,93 (0,74 - 1,08)	0,61 (0,38 - 0,74)	0,59 (0,44 - 0,65)

Tabla 17. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=15) de *T. tetrahedra* de la Zona Margaritatus en la sección de Muro de Aguas.

A	LD	L	E	ED	EV
14,3 (6,69 - 21,84)	11,92 (6,48 - 16,34)	13,05 (7,53 - 17,53)	11,71 (4,34 - 18,23)	9,62 (2,77 - 15,54)	2,09 (1,10 - 4,15)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,71 (3,72 - 15,47)	9,93 (3,00 - 15,61)	21 (14 - 28); 22	3 (1 - 4); 2	0,93 (0,80 - 1,13)	0,87 (0,58 - 1,10)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,81 (0,61 - 0,91)	0,19 (0,09 - 0,39)	1,09 (0,89 - 1,25)	1,13 (0,72 - 1,47)	0,74 (0,40 - 0,95)	0,60 (0,46 - 0,71)

Tabla 18. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=20) de *T. tetrahedra* de la Zona Margaritatus en la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
14,63 (11,1 - 19,12)	12,06 (9,4 - 15,44)	13,3 (11,26 - 17,15)	11,19 (8,46 - 15,72)	8,04 (5,01 - 10,67)	3,15 (1,45 - 5,59)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,42 (5,91 - 11,18)	7,85 (4,76 - 10,83)	23 (14 - 30); 26	3 (1 - 5); 2	0,91 (0,82 - 1,05)	0,84 (0,61 - 1,03)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,72 (0,58 - 0,86)	0,28 (0,14 - 0,42)	1,10 (0,95 - 1,22)	0,94 (0,56 - 1,39)	0,59 (0,40 - 0,73)	0,58 (0,43 - 0,76)

Tabla 19. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=19) de *T. tetrahedra* de la Zona Margaritatus en la sección de Sierra Palomera.

A	LD	L	E	ED	EV
13,60 (8,70 - 17,01)	11,62 (8,36 - 14,12)	12,79 (9,19 - 15,76)	11,21 (7,31 - 14,67)	7,73 (4,38 - 10,55)	3,35 (2,00 - 5,11)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,31 (3,98 - 10,37)	8,15 (3,93 - 11,96)	17 (16 - 20); 16	3 (2 - 4); 3	0,94 (0,83 - 1,06)	0,87 (0,62 - 0,96)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,68 (0,60 - 0,78)	0,30 (0,22 - 0,40)	1,06 (0,95 - 1,20)	1,14 (0,56 - 1,54)	0,63 (0,36 - 0,76)	0,53 (0,42 - 0,61)

Tabla 20. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=8) de *T. tetrahedra* de la Zona Margaritatus en la sección de Turmiel.

MURO DE AGUAS									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,81	1,74	1,81	1,36	1,24	0,50	1,28	1,43	3,90	1,03
ALMONACID DE LA CUBA 1									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
3,79	2,65	2,69	3,98	3,65	0,69	2,74	3,64	3,79	0,71
SIERRA PALOMERA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,36	1,84	1,81	2,25	1,65	1,11	1,60	1,74	4,23	1,02
TURMIEL									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,42	2,00	2,24	2,89	2,30	1,04	2,13	2,76	1,51	0,76

Tabla 21. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. tetrahedra* en las secciones estudiadas.

#### Descripción: caracteres externos

*Tetrarhynchia* de tamaño medio, que oscila entre una longitud mínima de 6,56 mm en Muro de Aguas, donde se registran los ejemplares de menor tamaño, y un máximo de 17,53 mm en Almonacid de la Cuba 1. En todos los lotes considerados se cumple que en promedio la anchura es siempre mayor que la longitud y ésta que el espesor (figuras 41Ay B). Las conchas son planoconvexas: la valva dorsal es fuertemente convexa y presenta un espesor entre tres y cuatro veces superior al de la valva ventral, que es bastante más plana. El espesor máximo de la valva mayor se sitúa generalmente en la parte media. El eje de anchura máxima se localiza en el primer tercio anterior de la concha, estando con frecuencia muy próximo a la comisura frontal. La situación de este eje define un contorno subtriangular en vista dorsal. Los valores del índice de redondez son siempre inferiores a 1 debido a que en *T. tetrahedra* la máxima dimensión corresponde a la anchura, lo que indica que el contorno de las

conchas tiende a ser ovalado en sentido lateral. En cuanto a la globosidad, el índice expresa en general valores inferiores a 0,9, que definen conchas globosas.

El pliegue dorsal es simétrico y está muy acentuado, rasgo característico de la especie. Aparece tempranamente en el transcurso del crecimiento, elevándose bastante en relación al contorno general de la valva dorsal. Los pliegues más altos corresponden a los ejemplares de la Zona Spinatum de Almonacid de la Cuba 2 (promedio de  $H=10,65$  mm, con relación  $H/L=0,75$ , respectivamente), mientras que los más bajos se encuentran en Muro de Aguas (figura 41C), con un valor medio de  $H=5,41$  mm y relación  $H/L=0,61$ .

La anchura del pliegue (F) también es menor en los ejemplares de menor altura y longitud. Se observa, asimismo, que la relación entre la anchura del pliegue y la anchura total de la concha (F/A) presenta valores muy similares en los ejemplares de las secciones de Muro de Aguas, Sierra Palomera y Almonacid de la Cuba 1 y es menor en Turmiel. Los flancos del pliegue son en general paralelos en la mayoría de los ejemplares, aunque a veces se presentan ligeramente convergentes entre sí.

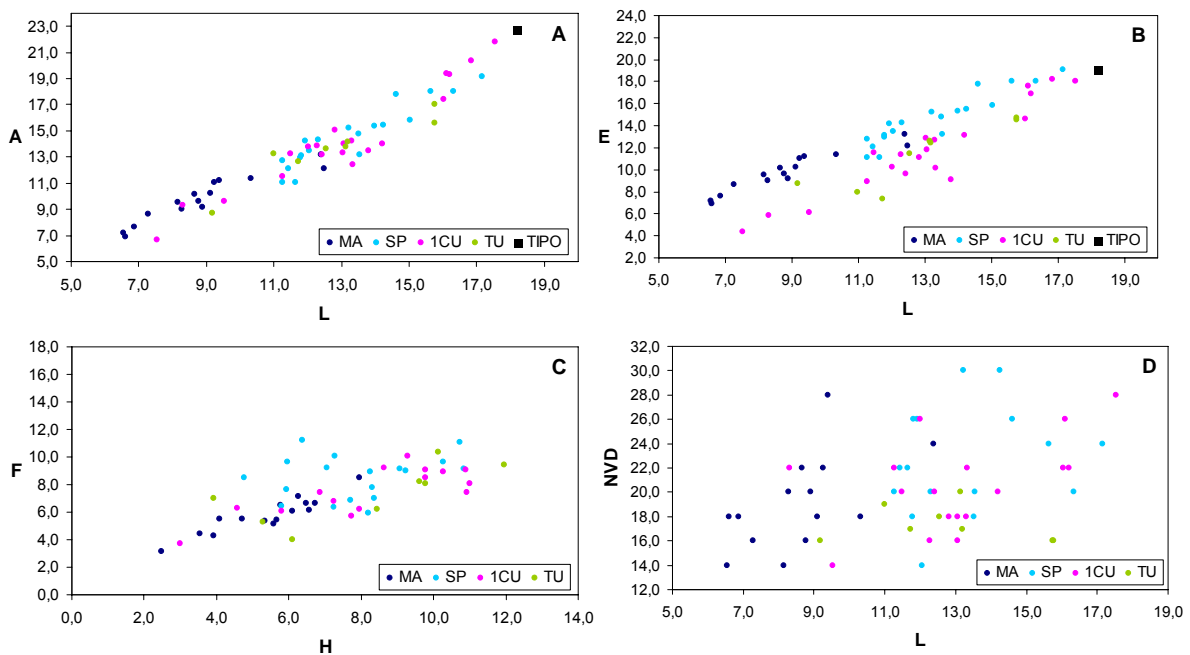


Figura 41. Gráficos de dispersión para los ejemplares de *T. tetrahedra* estudiados en la Zona Margaritatus de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. MA: N=15; SP: N=19; 1CU: N=20; TU: N=8. En negro: dimensiones del tipo.

Las costillas son agudas, de tipo *tetrahedra*, y se van haciendo progresivamente más gruesas y agudas hacia la parte anterior. Los valores medios están comprendidos entre 18 y 24 costillas para la valva dorsal (figura 41D), con una media de 3 para el

pliegue, siendo más frecuentes los ejemplares con 2 o 3 costillas en el pliegue. Sin embargo, este carácter es muy variable entre los ejemplares estudiados y presenta una alta dispersión. Cuando las conchas están bien conservadas se observa que la costulación aparece desde el umbo dorsal, no existiendo área posterior lisa.

Nates pequeño, poco globoso, de incurvado a muy incurvado. Cuando el grado de recurvamiento del umbo ventral no es muy elevado y permite la observación del foramen, se aprecia que éste es submesotírido, más o menos ovalado y con un tamaño muy pequeño.

En la figura 42 se muestran dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de *T. tetrahedra* representativos de algunas de las localidades estudiadas.

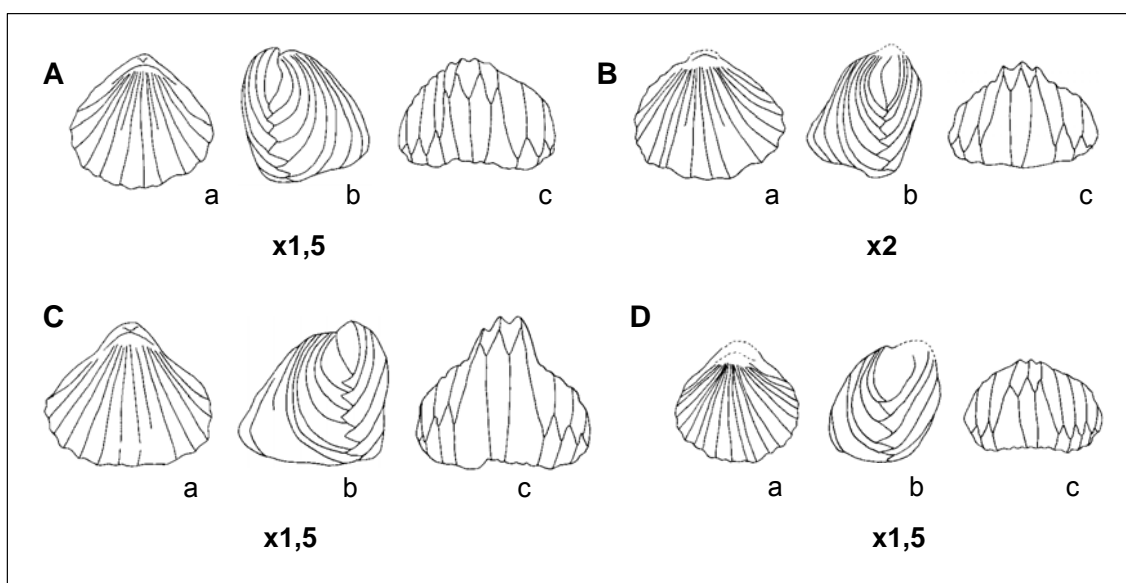


Figura 42. Dibujos a cámara clara de cuatro ejemplares de *T. tetrahedra*. A) 2CU-2/4 (Zona Spinatum, Subzona Apyrenum), con L=12,77 mm, A=13,83 mm y E=10,38 mm; B) MA-141T/7 (Zona Margaritatus), con L=9,25 mm, A=11,03 mm y E=7,44 mm; C) OL-42/1, con L=13,53 mm, A=16,25 mm y E=14,35 mm; D) SP-77/23 (Zona Margaritatus), con L=11,43 mm, A=12,08 mm y E=8,65 mm. En todos los dibujos a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de cuatro ejemplares: PR-285/31 (figura 43); 2CU-2/2 (figura 44); SP-77/1 (figura 45) y TU-2/7 (figura 46).

Cavidad umbonal ventral rectangular, alargada en sentido dorsoventral. Las cavidades umbonales laterales suelen aparecer rellenas por depósitos secundarios. Cuando se pueden observar, son reducidas, subtriangulares y muy alargadas. En algún ejemplar se ha observado un collar peduncular (SP-77/1, figura 45) corto y delgado. Placas deltoidales disjuntas. Láminas dentales finas de trazado subvertical. Dientes cardinales

poco crenulados y bien desarrollados, que presentan cierto grado de expansión en sentido dorsal. Dentículos gruesos y pequeños, a veces redondeados.

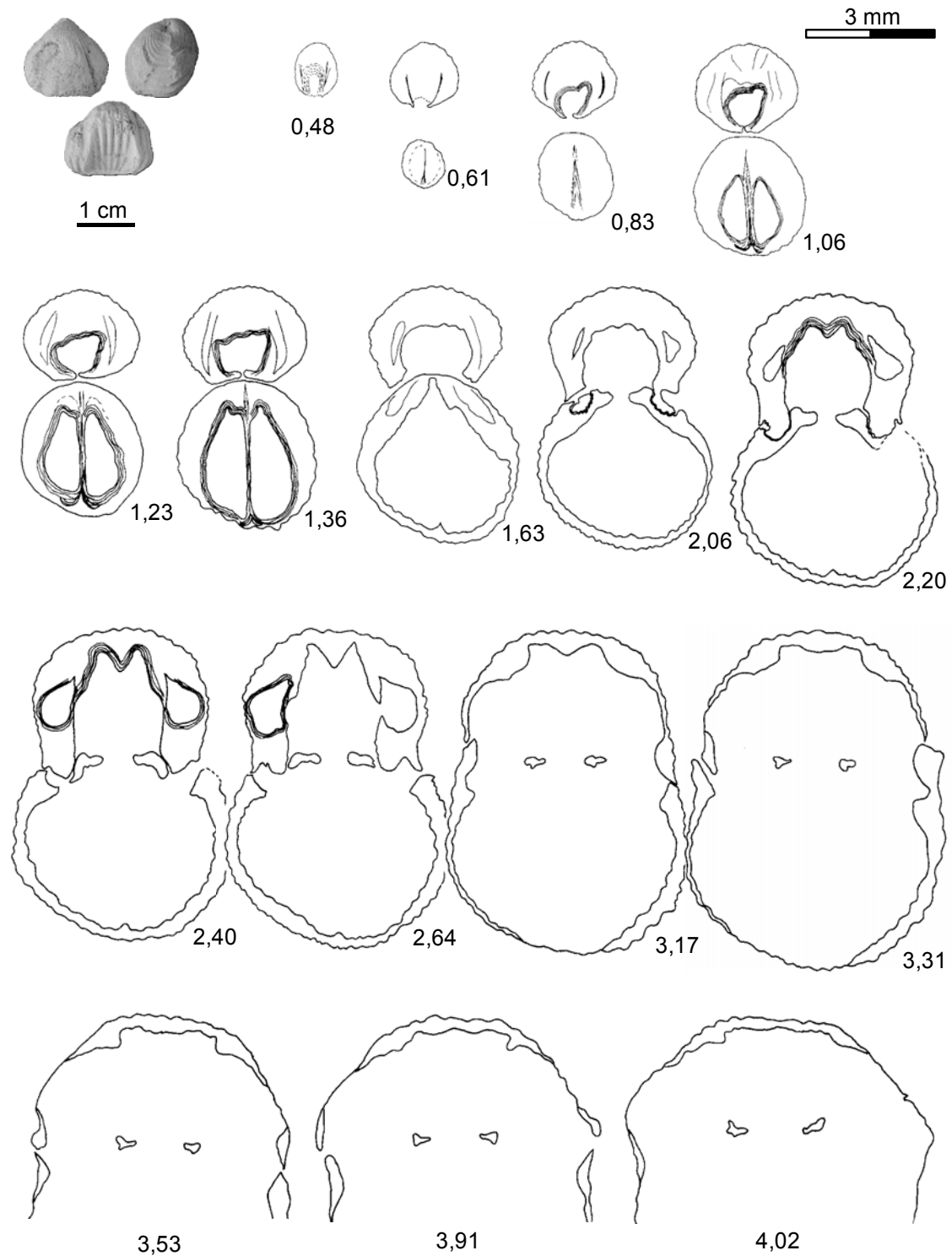


Figura 43. *T. tetrahedra*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-285/31 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=13,39, A=15,76, E=12,51.



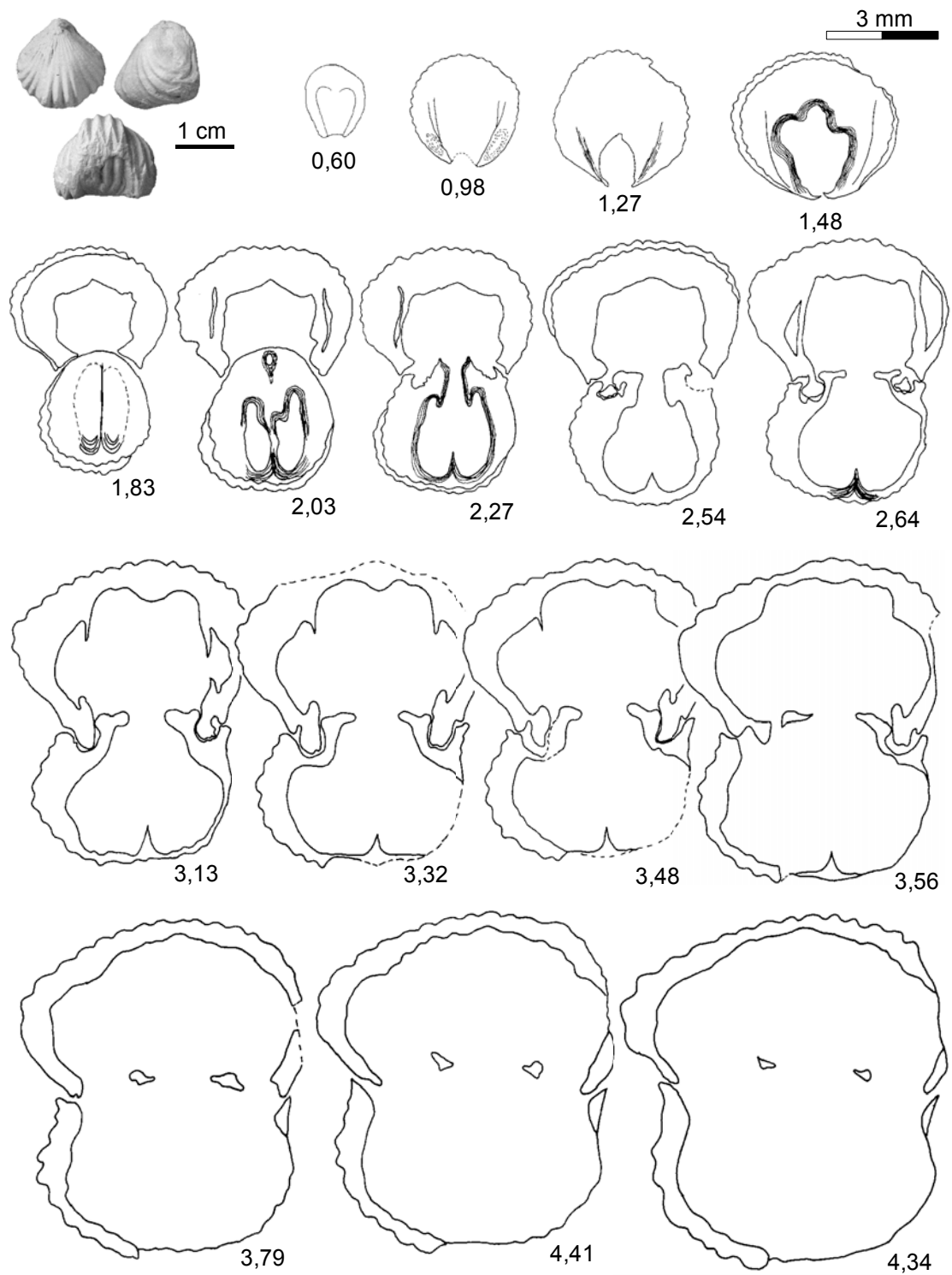


Figura 44. *T. tetrahedra*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 2CU-2/2 de la Zona Spinatum (Subzona Apyrenum) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. Dimensiones principales (en mm): L=15,18, A=15,96, E=14,28.

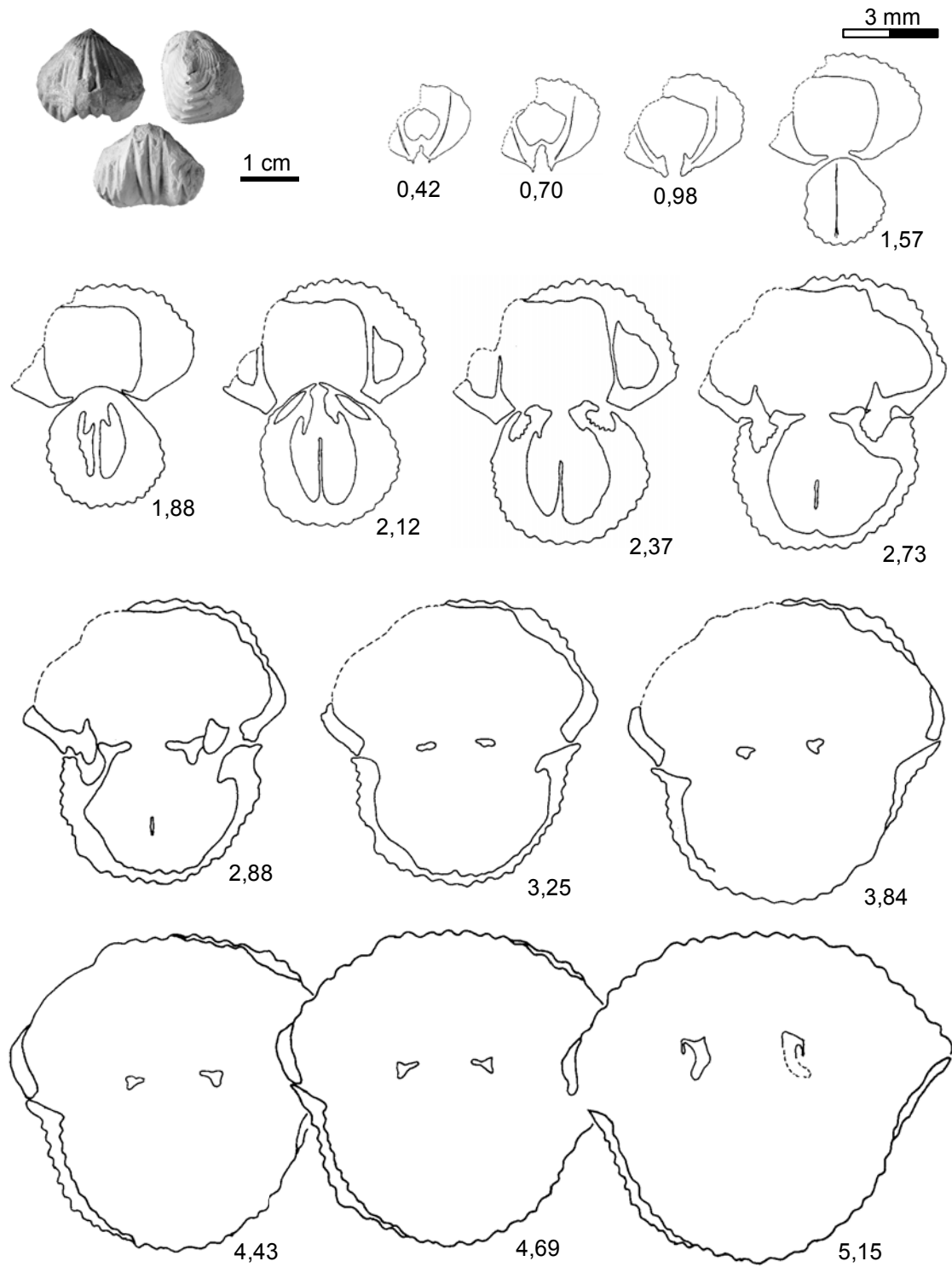


Figura 45. *T. tetrahedra*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-77/1 de la Zona Margaritatus de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=15,63, A=18,02, E=14,19.

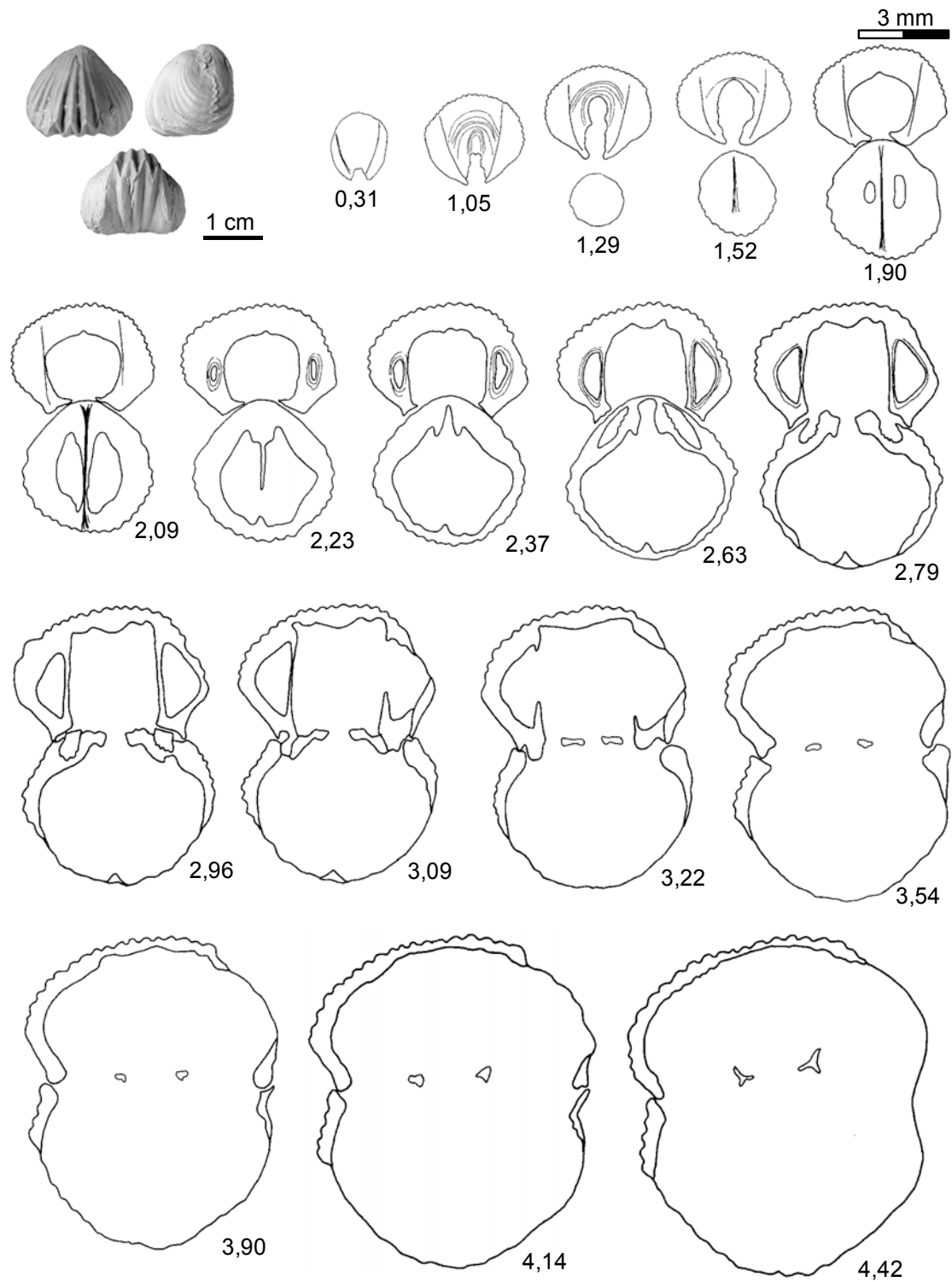


Figura 46. *T. tetrahedra*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TU-2/7 de la Zona Margaritatus de la sección de Turmiel. Dimensiones principales (en mm): L=15,75, A=17,01, E=14,56.

Placas septaliales cortas que definen un septalio de profundidad variable. Las placas cardinales son fuertes y están ligeramente curvadas hacia la valva ventral. No siempre se diferencian bien del borde interno de la fosea, que recubre poco al diente. El borde externo está bien definido. Fosetas muy crenuladas, alargadas y oblicuas, que se prolongan hacia la parte posterior de la concha. Fosetas accesorias ensanchadas y con terminaciones redondeadas. Septo medio corto. Crura de tipo raduliforme que se proyecta mucho hacia el interior de la valva ventral, con terminaciones arqueadas de las láminas crurales.

A continuación se incluyen dos figuras (figuras 47 y 48) con microfotografías de algunas secciones seriadas representativas de los ejemplares TU-2/7 y SP-77/1, respectivamente.

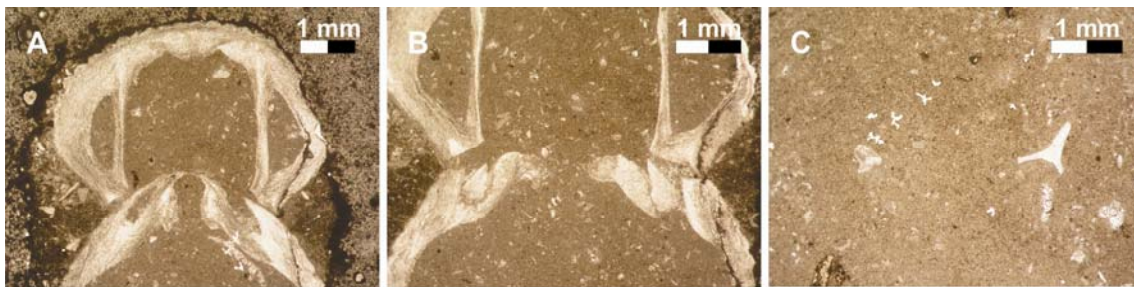


Figura 47. *T. tetrahedra*. Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar TU-2/7 (Zona Margaritatus). A) Septalio ancho y profundo a 2,63 mm del umbo; B) placas cardinales subparalelas a 2,87 mm del umbo; C) crura de terminaciones arqueadas a 4,27 mm del umbo.

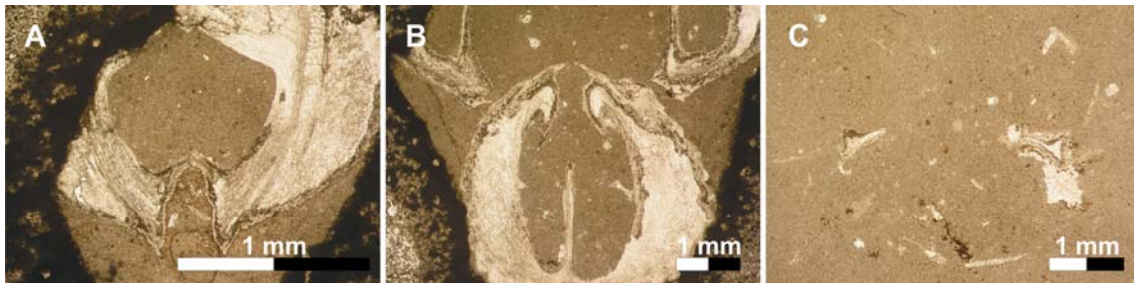


Figura 48. *T. tetrahedra*. Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar SP-77/1 (Zona Margaritatus). A) Collar peduncular estrecho a 0,70 mm del umbo; B) septalio, septo medio y valva dorsal muy engrosada a 2,12 mm del umbo; C) crura a 4,69 mm del umbo.

#### Variabilidad intraespecífica

En las secciones estudiadas no se ha encontrado ningún nivel con  $N \geq 25$  ejemplares que permita establecer comparaciones entre poblaciones basadas en datos cuantitativos. No obstante, entre las poblaciones estudiadas existe una cierta variabilidad relacionada con algunos caracteres, como el tamaño (variaciones en longitud, anchura y espesor), la costulación y la altura del pliegue. Así, encontramos ejemplares de gran anchura y bajo espesor y otras fuertemente cinocéfalas en las que el valor de la longitud, siendo en todos los casos menor, es muy similar al del espesor.

Por lo que se refiere a la costulación, en algunos ejemplares se observa que las costillas de la valva dorsal no alcanzan los flancos del pliegue. También se han observado variaciones notables en la altura del pliegue que no siempre se relacionan con diferencias de tamaño.

### Discusión

*T. tetrahedra* es la primera especie que se incluye en la Subfamilia Tetrarhynchiinae. La denominación original de la especie como *Tetrarhynchia tetraëdra* (SOWERBY, 1812) se refiere a la morfología general de las conchas, en forma de tetraedro regular con los vértices ligeramente redondeados. SOWERBY tradujo al inglés los vocablos griegos *τετρα* (*tetra*-) y *εδρα* (*-edra*), añadiendo una diéresis sobre la e que marcara la diferencia entre ambas palabras. La traducción por parte de autores posteriores del nombre específico como *tetrahedra* resulta de la adición de los dos términos griegos cuya traslación al inglés es *tetra* + *hedra*. Según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999, capítulo 7, artículo 33, apartado 3.1), “cuando de forma extendida se usa una ortografía incorrecta atribuyéndola así escrita a la publicación original, se acaba conservando esta ortografía posterior y se impone como si fuera la original y correcta”. Por consiguiente, la forma adecuada de escribir la especie nominal es *Tetrarhynchia tetrahedra*.

Esta semejanza con un tetraedro es la que otorga a la especie un carácter morfológico fácilmente identificable: la presencia de un contorno subtriangular en vista dorsal con los ángulos antero-laterales redondeados. No obstante, muestra ciertas similitudes con otras especies del género, particularmente con *T. ranina*, como por ejemplo un pliegue dorsal muy elevado y una costulación muy similar en forma y densidad. A pesar de estas semejanzas, *T. tetrahedra* se diferencia de *T. ranina* por poseer una menor anchura y espesor y un pliegue más estrecho y menos elevado. Asimismo, ambas especies poseen distribuciones estratigráficas diferentes.

Comparando esta especie con las del género *Quadratrhyuchia* BUCKMAN, 1918, *T. tetrahedra* puede resultar en ocasiones una forma próxima a *Q. attenuata* (DUBAR, 1931). Sin embargo, esta última especie puede distinguirse por su morfología típicamente trilobulada y sus costillas de tipo *dumbletonensis*, además de por el umbo, mucho más globoso y prominente que en *T. tetrahedra*. Desde un punto de vista cuantitativo, *T. tetrahedra* presenta valores mucho más bajos de L, A y E, un menor número de costillas en el pliegue, un índice de redondez mayor y un índice de globosidad y una anchura del pliegue menores que *Q. attenuata*.

El holotipo de la especie incluido en los gráficos dimensionales longitud/anchura y longitud/espesor (figuras 41A y B) se ajusta bastante bien a la tendencia general de distribución de la nube de puntos, si bien presenta valores más altos de longitud,

anchura y espesor que los encontrados entre nuestro material (ejemplares de la Zona Margaritatus de Muro de Aguas, Sierra Palomera, Almonacid de la Cuba 1 y Turmiel), por lo que se sitúa en el extremo final de la dispersión.

ALMÉRAS & FAURÉ (2000) sugieren que las nuevas especies creadas por SUČIĆ-PROTIĆ (1969) para el Lías medio de los Cárpatos-Balcas yugoslavos, denominadas *Tetrarhynchia balkanica* (lám. 7, figs. 4-9), *T. sphaerata* (lám. 8, figs. 1-3), *T. sphaerotriangulata* (lám. 8, figs. 4-6) y *T. inflata* (lám. 8, figs. 7-9) deberían ser objeto de revisión y probablemente incluidas en la sinonimia de *T. tetrahedra*, ya que sus similitudes morfológicas son bastante evidentes y su posición estratigráfica coincidente con la de esta especie.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

La especie *T. tetrahedra* ha sido ampliamente citada en numerosas cuencas: Reino Unido (Oxfordshire, Gloucestershire, Yorkshire, Northamptonshire, Hebrides), Argelia occidental (Montes de Traras), Francia (Les Causses, Provenza), Alemania (Wurtemberg), Italia (Prealpes lombardos, Sicilia), Bulgaria, Rumania, Yugoslavia (Cárpatos-Balcas) y Península Ibérica (Cordillera Ibérica y Pirineos).

Dado que esta especie presenta una gran variabilidad morfológica, se ha reconocido en prácticamente todas las zonas del Pliensbachense y en algunas del Toarciense. Ha sido citada en las zonas de *Ammonites armatus*, *Ammonites jamesoni*, *Ammonites margaritatus* y *Ammonites spinatus* (TATE, 1876). En Italia se ha reconocido en el Lías medio (PARONA, 1884; DI STEFANO, 1891). AGER (1956) restringe su registro en Reino Unido a la Zona Spinatum y, con dudas, a la Zona Margaritatus. SIBLIK (1967a y b) la cita en el Pliensbachense Superior de Eslovaquia y SUČIĆ-PROTIĆ (1969) en el Lías medio de los Cárpatos-Balcas.

En Francia, en la región de Les Causses, REVERT (1971) indica su presencia en la Zona Jamesoni. Dos años después, en el trabajo de REVERT & TCHOUMATCHENCO (1973) se mantiene el rango estratigráfico de *T. tetrahedra* en Francia, siendo ampliado por TCHOUMATCHENCO (1984) a las zonas Davoei y Stokesi en la República Checa. ALMÉRAS & MOULAN (1982) y ALMÉRAS & ELMÍ (1984) limitan la extensión vertical de *T. tetrahedra* a la Zona Margaritatus de la Provenza meridional.

En Argelia se ha citado en el Pliensbachense Superior de los Montes de Traras (ALMÉRAS & ELMÍ, 1984).

En los Pirineos franco-españoles, el rango estratigráfico de esta especie (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000) se restringe a los horizontes de Monestieri y de Celebratum de la Subzona Stokesi (Zona Margaritatus).

Por lo que se refiere a España, en la Cordillera Ibérica GOY *et al.* (1984) la sitúan desde la parte final del Pliensbachense Inferior (Zona Davoei) hasta el límite con el Toarciense (Zona Spinatum) y SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la encuentran desde la Zona Davoei (Subzona Capricornus) hasta el techo de la Zona Spinatum. En los afloramientos de la costa asturiana, COMAS-RENGIFO *et al.* (2008) y COMAS-RENGIFO & GOY (2010) la encuentran desde el final de la Zona Margaritatus hasta el comienzo de Spinatum.

En las secciones estudiadas en este trabajo, la especie *T. tetrahedra* presenta el mismo rango temporal que el definido por GOY *et al.* (1984): desde la Zona Davoei (sección de Préjano) hasta la Zona Spinatum (sección de Almonacid de la Cuba 2), si bien es mucho más abundante en la Zona Margaritatus que en la Zona Spinatum (48 ejemplares frente a 9). Se ha registrado con abundancia desigual en ocho de las diez secciones muestreadas: Préjano y Muro de Aguas (Sector Septentrional), Almonacid de la Cuba 1 y 2 y Sierra Palomera (Rama Aragonesa) y Turmiel, Renales y La Ventosa del Ducado (Rama Castellana).

### ***Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON, 1878)**

Tablas 22-23; figuras 49-51

Lámina 6, figuras 7-11

1869. *Rhynchonella tetraëdra* (SOWERBY). DUMORTIER, pág. 330, lám. 42, figs. 10-12.  
 1878. *Rhynchonella tetraëdra* var. *dumbletonensis* DAVIDSON, pág.199, lám. 29, fig. 5.  
 1917. *Rhynchonella dumbletonensis* DAVIDSON. ROLLIER, págs. 97-98.  
 1918. *Tetrahynchia tetraëdra* var. *dumbletonensis* (DAVIDSON). BUCKMAN, pág. 42.  
 1930. *Rhynchonella tetraëdra* SOWERBY var. *dumbletonensis* DAVIDSON. DARESTE DE LA CHAVANNE, págs. 38 y 50.  
 non 1931. *Rhynchonella dumbletonensis* DAVIDSON. DUBAR, pág. 17, lám. 1, figs. 1-2 [= *Quadratrhyuchia attenuata* (DUBAR)].  
 1934. *Rhynchonella dumbletonensis* DAVIDSON. DE BRUN & MARCELIN, pág. 422.  
 1956. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). AGER, pág. 9, lám. 2, fig. 9.  
 1960. *Rhynchonella dumbletonensis* DAVIDSON. GOURION, pág. 97, lám. 2, figs. 5-6.  
 1967. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). SACCHI VIALI & CANTALUPPI, pág. 83, lám. 12, fig. 9.  
 non 1969. *Rostrirhyuchia dumbletonensis* (DAVIDSON). SUČIĆ-PROTIČ, pág.49, lám. 10, fig. 5.  
 non 1972. *Rhynchonella dumbletonensis* DAVIDSON. MELÉNDEZ HEVIA & RAMÍREZ DEL POZO, lám. 6, figs. 7-9.  
 2000. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). ALMÉRAS & FAURÉ, lám.14, figs.15-17.  
 2007. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). ALMÉRAS, ELMÍ & FAURÉ, lám. 4, figs. 5-6.  
 2008. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). BAEZA-CARRATALÁ, lám. 7, fig. 5.  
 2008. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). COMAS-RENGIFO, GARCÍA JORAL, GOY & RODRIGO, pág. 261.  
 2010. *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.

Diagnosis

*Tetrarhynchia* de tamaño medio a grande, de contorno subpentagonal con bordes anterior y laterales redondeados. Poco globosa, con la valva ventral menos convexa que la dorsal. Pliegue frontal poco elevado. Densidad de costulación alta, con costillas de tipo *dumbletonensis* que suelen recubrir la totalidad de la superficie de la concha. Umbo de erecto a suberecto. Foramen circular. Placas deltidiales disjuntas.

Ejemplar tipo

Corresponde a un holotipo de la Zona Spinatum procedente de Dumbleton Hill, cerca de Cheltenham (Gloucester, Reino Unido). Fue figurado por DAVIDSON (1878, lám. 29, fig. 5) y posteriormente por AGER (1956, lám. 2, fig. 9). Sus dimensiones son L=31,7 mm, A=31,1 mm y E=21,6 mm.

Material estudiado

De esta especie únicamente se han identificado 21 ejemplares procedentes de las siguientes secciones, habiéndose tomado medidas de aproximadamente el 52% del total asignado a la especie:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
La Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	3	0
Renales (RE)	Rama Castellana	10	3
Turmiel (TU)	Rama Castellana	1	0
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	7	7

Dimensiones

En las tablas siguientes (tablas 22-23) se incluyen los valores de las variables en los ejemplares medidos. No se han calculado las medias ni se han representado los gráficos de dispersión por el escaso número de individuos obtenido y porque proceden de secciones en las que la ausencia de ammonoideos no ha permitido realizar una bioestratigrafía de detalle.

	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
RE-27(+1)/2	18,13	15,65	17,61	12,43	8,57	3,86	10,32	8,39	24	6
RE-27(+2,8)/5	19,84	14,70	16,48	12,16	10,93	1,23	12,59	10,95	25	7
RE-28(+1,5)/4	19,66	15,23	16,07	10,69	8,15	2,55	11,84	6,84	21	6

Tabla 22. Dimensiones de los ejemplares de *T. dumbletonensis* de la sección de Renales.

	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
SP-187/1	18,67	11,82	14,03	11,23	8,78	2,45	11,81	7,53	20	6
SP-187/3	12,98	10,16	11,79	8,46	6,10	2,36	8,47	4,76	18	4
SP-187/8	19,97	13,92	16,63	12,95	8,53	4,12	14,07	9,87		
SP-187/10	14,80	12,65	13,51	9,79	7,30	2,49	11,18	6,36	18	5
SP-188/11	14,36	10,94	12,09	7,81	5,87	1,94	9,49	5,03	20	4
SP-188/14	19,30	13,33	15,36	10,65	8,81	1,84	12,66	9,31	24	8
SP-189/15	18,48	13,36	14,34	11,43	9,90	1,53	11,39	8,28	16	4

Tabla 23. Dimensiones de los ejemplares de *T. dumbletonensis* de la sección de Sierra Palomera.



Descripción: caracteres externos

*Tetrarhynchia* de tamaño medio a grande, de mayor anchura que longitud y valores del espesor muy bajos en relación con las otras dos dimensiones. En el material estudiado, los valores medios de la longitud se sitúan entre los 13 y 17 mm; los de la anchura, entre los 15 y los 18 mm; y los del espesor entre los 9 y los 11 mm. En general, los ejemplares de mayores dimensiones son los de Renales, seguidos por los de Sierra Palomera, con la excepción de un individuo de esta última sección de pequeño tamaño.

El contorno en vista dorsal es subpentagonal, con bordes redondeados, aunque en ocasiones el borde anterior puede ser casi recto. Valvas muy poco globosas, siendo la ventral la menos convexa. El eje de anchura máxima ocupa generalmente una posición muy adelantada, situándose en el primer tercio anterior de la longitud total de la concha.

Pliegue frontal poco elevado que aparece tarde en el crecimiento. Su anchura es mayor que la altura, siendo los ejemplares de Sierra Palomera los que presentan un pliegue más ancho. Seno poco profundo de morfología rectangular. Los flancos del pliegue son convergentes.

La figura 49 muestra dos ejemplares de la especie dibujados con cámara clara que presentan distinto grado de abombamiento de las valvas y de elevación del pliegue.

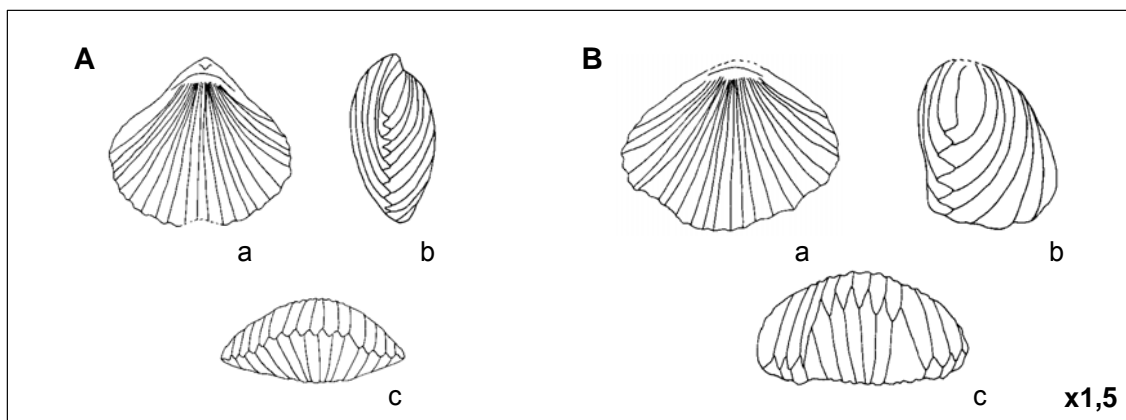


Figura 49. Dibujos a cámara clara de dos ejemplares de *T. dumbletonensis*. A) RE-23(+0,2)/1 (Pliensbachiense Superior), con L=16,02 mm, A=17,01 mm y E=7,97 mm; B) RE-28(+1,5)/4 (Pliensbachiense Superior), con L=16,07 mm, A=19,66 mm y E=10,69 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

Comisura frontal uniplegada. Comisura lateral generalmente recta, con un zizagueo muy marcado y una *squama glotta* bien desarrollada en la parte posterior. Costulación formada por costillas de tipo *dumbletonensis*, algo más redondeadas que en *T. ranina* y *T. tetrahedra*. Presenta alrededor de 20 costillas en la valva dorsal (con mínimos de 16 y máximos de 31) y 5 en el pliegue que se prolongan hasta alcanzar el borde

frontal. No se ha observado área posterior lisa. Umbo de erecto a suberecto, con foramen circular, submesotírido.

### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de un único ejemplar de la sección de Sierra Palomera (SP-187/8, figura 50).

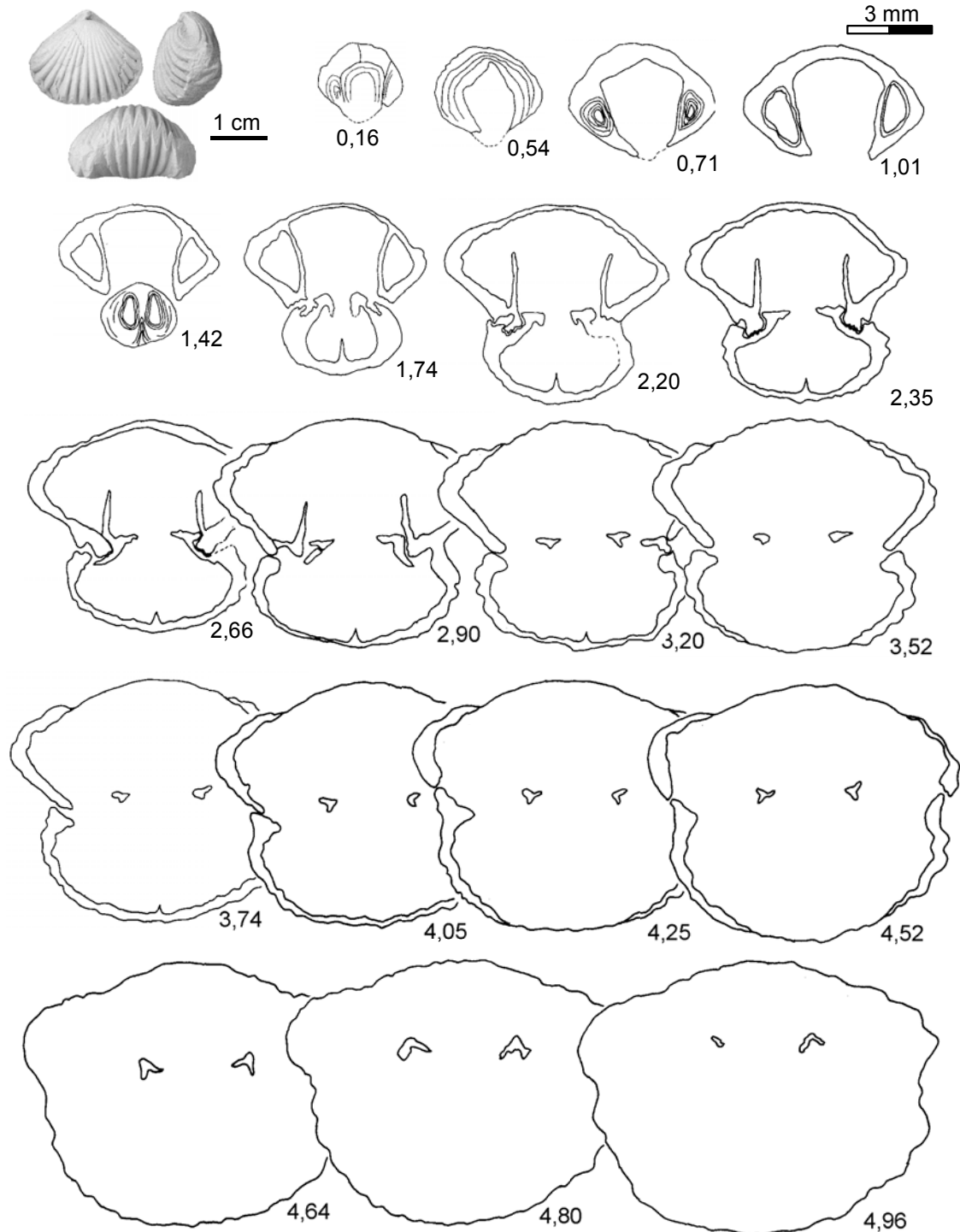


Figura 50. *T. dumbletonensis*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-187/8 de la Zona Spinatum de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=16,63, A=19,97, E=12,95.

Cavidad umbonal ventral alargada en sentido dorsoventral. Cavidades laterales triangulares delimitadas por láminas dentales robustas y muy alargadas, divergentes hacia la valva ventral.

Placas deltidiales estrechas, alargadas y de terminaciones redondeadas, disjuntas. Dientes robustos, crenulados, inclinados hacia la parte exterior de la valva dorsal. Dentículos bien desarrollados con terminaciones redondeadas.

Septalio ancho, delimitado por placas septaliales gruesas y cortas. Fosetas amplias, crenuladas, inclinadas hacia el borde exterior de la valva dorsal al igual que los dientes, que son grandes y de morfología rectangular con base muy crenulada. El borde interno de la foseta es amplio y llega a recubrir mucho al diente. Placas cardinales subhorizontales de bordes redondeados. Septo medio largo y grueso, que persiste hasta de la zona de articulación de las valvas y ya no se observa en el inicio de las cruras. Crura raduliforme de sección triangular.

A continuación se incluyen fotografías realizadas a la lupa binocular de algunas secciones seriadas pertenecientes al ejemplar seccionado (figura 51).

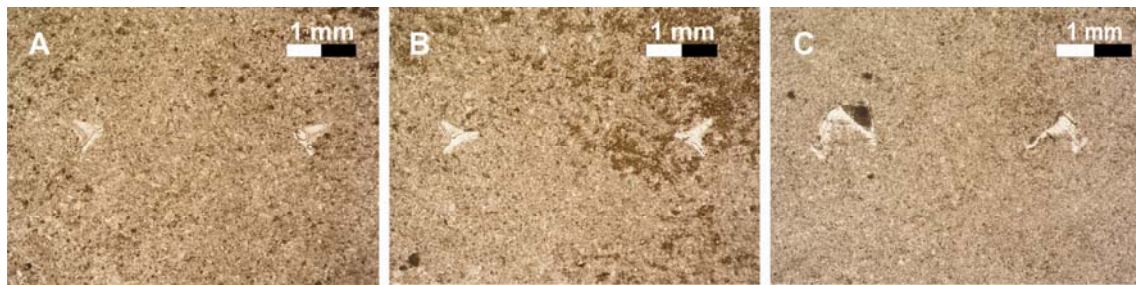


Figura 51. *T. dumbletonensis*. Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar SP-187/8 (Zona Spinatum). A), B) y C) Aspecto de la crura raduliforme de sección triangular en sucesivos cortes a 4,25, 4,52 y 4,80 mm del umbo, respectivamente.

#### Variabilidad intraespecífica

Debido a la escasez de ejemplares registrados de esta especie no es posible realizar estudios poblacionales cuantitativos con los criterios expuestos en el capítulo de Metodología. Sin embargo, a partir de las observaciones efectuadas, podemos precisar algunos aspectos que afectan a la variabilidad de *T. dumbletonensis*, como el espesor de las conchas, variable en función del grado de convexidad de la valva dorsal; la altura del pliegue, que generalmente se proyecta muy poco, pero que presenta valores mínimos de  $H=4,90$  mm y máximos de  $H=10,95$  mm; la comisura frontal, que puede llegar a ser rectimarginada o la densidad de costulación, que es también variable con independencia del tamaño del individuo.

### Discusión

Desde el trabajo de AGER (1956, pág. 10) se conoce el problema de la atribución de *T. dumbletonensis* a los géneros *Tetrarhynchia* o *Quadratrhychnia*. Más recientemente, ALMÉRAS & FAURÉ (2000, pág. 161) señalan la misma controversia, si bien reconocen la presencia de esta especie en los Pirineos franco-españoles. El conflicto estriba fundamentalmente en las características de la costulación. En realidad, las costillas *dumblenensis*, definidas para esta especie, se consideran una variante del tipo *tetrahedra*. La diferencia entre ambos tipos se relaciona con el grado de agudeza en los ángulos que forman sus flancos (ver figura 12 de este capítulo), de tal modo que las costillas *dumblenensis* presentan unas terminaciones mucho más redondeadas que las de tipo *tetrahedra*. Este carácter, muy subjetivo y que no siempre se observa con facilidad, es quizás el único lo suficientemente distintivo para identificar a la especie, puesto que los restantes pueden relacionarse con cualquiera de los dos géneros mencionados. El problema queda expuesto y la discusión abierta a la espera de recoger más ejemplares que nos permitan caracterizar con mayor precisión a *T. dumblenensis*.

Los ejemplares de *T. dumblenensis* estudiados en este trabajo presentan tamaños menores que los figurados por AGER (1956)<sup>4</sup> y ALMÉRAS & FAURÉ (2000). Son, además, algo más costulados y poseen placas deltoidales disjuntas al igual que los ejemplares descritos por los autores franceses y no conjuntas como en el material de AGER (1956).

Para ALMÉRAS & FAURÉ (2000), por su morfología general y la costulación de tipo *dumblenensis*, esta especie presenta muchas afinidades con *Quadratrhychnia vasconcellosi* (CHOFFAT, 1931), una especie toarciense registrada en las zonas Serpentinus y parte de Bifrons en la que, sin embargo, el pliegue frontal suele ser más elevado. Asimismo, afirman que "*Rhynchonella*" *zitteli* GEMMELLARO (1874, lám. 11, fig. 23), especie del Lías medio de Sicilia, es una forma muy próxima, si no idéntica, a *T. dumblenensis*, por lo que en caso de sinonimia la prioridad nominal correspondería a "*Rhynchonella*" *zitteli*. Efectivamente, esta especie presenta una gran similitud morfológica con *T. dumblenensis*, si bien debería ser estudiada en profundidad para decidir su atribución taxonómica.

<sup>4</sup> Las dimensiones del holotipo figurado por DAVIDSON (1878) son mucho mayores que las de los ejemplares estudiados en este trabajo. Sin embargo, las medidas tomadas directamente sobre la figura publicada por AGER (1956) ofrecen valores considerablemente más bajos, sobre todo para el espesor. Dado que no se ha tenido acceso ni al material ni al texto original, se ha optado por establecer la comparación sobre las dimensiones del holotipo referidas por este último autor (L=31,7 mm, A=31,1 mm y E=21,6 mm).

#### Distribución geográfica y estratigráfica

*T. dumbletonensis* ha sido registrada en Reino Unido (Gloucestershire, Dorset y Somerset), Francia (capas de *Pecten aequivalvis* de Laurac; Les Causses en los alrededores de Florac), Italia (Prealpes), Argelia y España.

Por lo que se refiere a su distribución vertical, en el Reino Unido se conoce en la Zona Spinatum del Pliensbachense Superior (DAVIDSON, 1878; AGER, 1956). En Francia, en el Pliensbachense Superior (DUMORTIER, 1869; DE BRUN & MARCELIN, 1934) y Lías medio (SACCHI VIALLI & CANTALUPPI, 1967). En Marruecos, en el Lías medio DARESTE DE LA CHAVANNE, 1930). En Argelia occidental, en las Zonas Margaritatus y Spinatum y límite inferior del Toarciense (GOURION, 1960; AMEUR, 1999) y en las zonas Lavinianum-Algovianum del Pliensbachense Superior (ALMÉRAS *et al.*, 2007). En Pirineos, en la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus) y Zona Spinatum (subzonas Apyrenum y Hawskerense, ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). En el Macizo Armoricano francés, en las zonas Margaritatus y Spinatum (ALMÉRAS *et al.*, 2010). En España, en la Zona Spinatum de los afloramientos de la cuenca asturiana (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010) y en el tránsito entre el Pliensbachense Superior y la base del Toarciense Inferior de la Cordillera Bética oriental (BAEZA-CARRATALÁ, 2008).

En las secciones estudiadas de la Cordillera Ibérica, *T. dumbletonensis* se registra desde la parte alta de la Zona Margaritatus en la sección de Turmiel, alcanzando la Zona Spinatum. Esta distribución coincide con la propuesta para Argelia occidental, Pirineos franco-españoles y sector sur del Macizo Armoricano francés. Es, sin embargo, más extensa que la dada para las secciones de la cuenca de Asturias, donde se restringe a la Zona Spinatum. No se ha encontrado en los afloramientos del Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica. Sin embargo, está presente en las tres secciones estudiadas de la Rama Castellana (Turmiel, Renales y La Ventosa del Ducado) y en una de la Rama Aragonesa (Sierra Palomera).

***Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON, 1852)**

Tablas 24-25; figuras 52-54; tablas XVIII-XIX en Anexo II  
Lámina 6, figuras 12-17

1852. *Rhynchonella subconcinna* DAVIDSON, pág. 90, lám. 17, fig. 17.  
 pars 1869. *Rhynchonella tetraedra* (SOWERBY). DUMORTIER, pág. 330, fig. 10.  
 1876. *Rhynchonella fodinalis* TATE. Pág. 424, lám. 14, fig. 16.  
 1878. *Rhynchonella fodinalis* TATE. DAVIDSON, págs. 206-207, lám. 28, figs. 39, 40.  
 1878. *Rhynchonella sub-concinna* DAVIDSON. DAVIDSON, pág. 206.  
 1918. *Quadratrhyndia fodinalis* (TATE). BUCKMAN, pág. 34.  
 1918. *Furcirhyndia? subconcinna* (DAVIDSON). BUCKMAN, pág. 34.  
 ? 1948. *Rhynchonella subconcinna* DAVIDSON. CHARLES, pág. 82, lám. 4, fig. 7.  
 1956. *Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON). AGER, págs. 10-12, fig. del texto 9; lám. 1, figs. 5-7.  
 1959. *Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON). AGER, pág. 164.  
 1960. *Rhynchonella subconcinna* DAVIDSON. GOURION, pág. 92.  
 1964. *Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON). RAILEANU & IORDAN, pág. 8, lám. 1, fig. 6.  
 1972. *Rhynchonella fodinalis* TATE. GOY en MELÉNDEZ-HEVIA & RAMÍREZ DEL POZO, lám. 8, figs. 9-11.  
 1973. *Rhynchonella fodinalis* TATE. MELÉNDEZ-HEVIA, lám. A-9, figs. 1-3.  
 1973. *Rhynchonella fodinalis* var. *paucicostatae* CASTELL, CONCHA & REVILLA. MELÉNDEZ-HEVIA, lám. A-9, figs. 4-6.  
 1974a. *Quadratrhyndia* aff. *crassimedia depressa* AGER. GOY, pág. 781, lám. 109, fig. 2.  
 ? 1982. *Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON). MANTEA, POPA & IORDAN, lám. 7, fig. 2.  
 1984. *Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON). GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
 1987. *Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.

**Diagnosis**

*Tetrarhynchia* de tamaño medio a grande con contorno pentagonal y perfil lateral variable. Eje de anchura máxima bien definido y situado a la mitad de la longitud total de la concha. Pliegue frontal poco elevado de flancos levemente convergentes. Densidad de costulación alta, con numerosas costillas agudas. Nates prominente, de erecto a ligeramente incurvado. Foramen grande y labiado, de hipotírido a submesotírido. Láminas dentales divergentes. Placas cardinales delgadas e individualizadas del borde interno de la foseta. Dientes rectos y voluminosos. Septo medio poco desarrollado.

**Ejemplar tipo**

Tiene categoría de neotipo y fue designado por AGER (1956) con el objetivo de aclarar la confusión existente entre la especie nominal "*Rhynchonella*" *subconcinna* (DAVIDSON, 1852) y la especie "*Rhynchonella*" *fodinalis* (TATE, 1876) que, como se puede ver en la sinonimia y se comentará más adelante en el apartado de discusión, es sinónima de la especie de DAVIDSON. Tal y como señala AGER (1956), el ejemplar descrito originalmente por DAVIDSON (1852, lám. 17, fig. 17) procede del "Marlstone Rock Bed" (Zona Spinatum) de Ilminster (Somerset, Reino Unido) y forma parte de la

colección de MOORE. No se conserva en el Museo de Historia Natural de Londres, a pesar de que gran parte de las colecciones de DAVIDSON se encuentran en esta institución, ni tampoco en las colecciones de MOORE, que en la actualidad se localizan en el Museo de Bristol (Reino Unido). Cuando AGER revisó este material encontró varios ejemplares procedentes de Ilminster de pequeño tamaño y muy mal conservados clasificados como "*Rhynchonella*" *subconcinna*. Por todo ello designó un neotipo próximo morfológicamente a la figura original de DAVIDSON y a los ejemplares de "*Rh.*" *subconcinna* de la colección de MOORE. Este ejemplar procede del Marlstone Rock Bed de South Petherton, localidad vecina a Ilminster, y sus dimensiones son: L=15,7 mm, A=17,6 mm y E=9,8 mm.

#### Material estudiado

103 ejemplares registrados, de los que se ha podido medir algo más de un tercio (el 38%) del material clasificado. Esta baja proporción se debe a que los ejemplares peor conservados proceden de la sección de Sierra Palomera, precisamente donde mayor número de individuos de *T. subconcinna* se han encontrado. Las secciones de procedencia son las siguientes:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	4	3
Turmiel (TU)	Rama Castellana	7	1
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	92	36

#### Dimensiones

Las dos tablas siguientes muestran los valores medios, los intervalos de variación (tabla 24) y los de la desviación estándar (tabla 25) calculados para las variables consideradas.

A	LD	L	E	ED	EV
19,73 (14,80 - 23,91)	16,13 (12,18 - 19,16)	17,94 (10,36 - 21,18)	12,48 (7,98 - 15,43)	8,86 (4,89 - 12,10)	3,62 (2,15 - 5,58)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
11,72 (8,61 - 14,90)	8,33 (4,19 - 11,48)	24,6 (18 - 30); 26	6 (5 - 8); 6	0,91 (0,54 - 1,11)	0,70 (0,54 - 1,28)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,71 (0,57 - 0,85)	0,29 (0,15 - 0,43)	1,11 (0,90 - 1,85)	0,71 (0,42 - 1,00)	0,47 (0,25 - 0,87)	0,59 (0,47 - 0,70)

Tabla 24. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=33) de *T. subconcinna* del nivel 131 (Pliensbachiense Superior) de la sección de Sierra Palomera.

SIERRA PALOMERA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,98	1,29	1,83	1,66	1,73	0,84	1,66	2,02	2,84	0,87

Tabla 25. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *T. subconcinna* del nivel 131 (Pliensbachiense Superior) de la sección de Sierra Palomera.

#### Descripción del material: caracteres externos

*Tetrarhynchia* de tamaño medio a grande en la que en general se cumple la relación  $A > L > E$ . Los valores medios de la longitud se encuentran entre los 17 y 19 mm, los de la anchura entre los 18 y 22 mm (figura 52A) y los del espesor entre los 10 y 14 mm

(figura 52B). Los cuatro ejemplares medidos en la sección de La Ventosa del Ducado presentan dimensiones significativamente menores. El trazado del contorno es pentagonal y el perfil lateral es muy variable, desde conchas biconvexas y con tendencia al aplanamiento, hasta conchas casi planoconvexas con la valva dorsal muy globosa. Estas variaciones en el perfil lateral se manifiestan en el índice de globosidad (E/L) que, en promedio, ofrece un valor de 0,7, lo que indicaría que los ejemplares de *T. subconcinna* estudiados corresponden a conchas con cierto grado de globosidad, aunque el valor mínimo (0,54) y el máximo (1,28) serían representativos de conchas poco globosas y subesféricas, respectivamente. La variabilidad es también grande en relación al espesor de la valva dorsal que, de media, es 2,5 veces superior al de la ventral. Esta valva presenta siempre cierto grado de globosidad en su parte posterior, que se va reduciendo durante el desarrollo ontogenético. La parte anterior de la concha muestra un contorno ligeramente redondeado. El eje de anchura máxima se sitúa aproximadamente hacia la mitad de la longitud total.

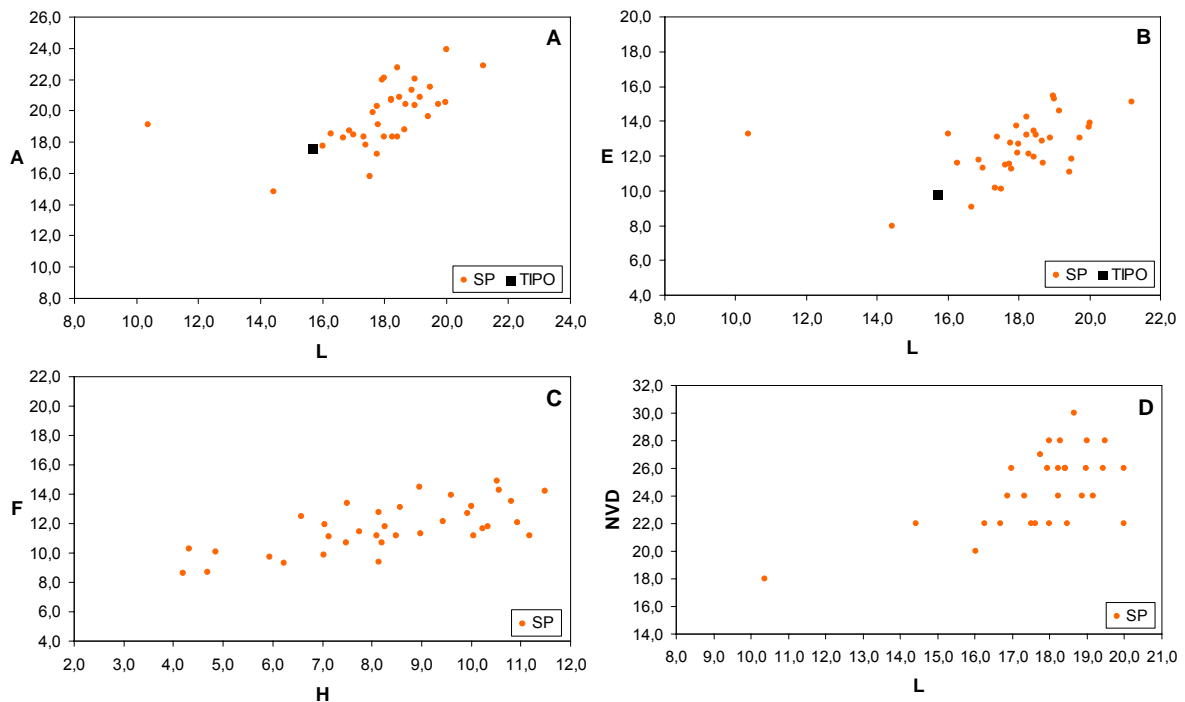


Figura 52. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *T. subconcinna* del nivel 131 (Pliensbachiense Superior) de la sección de Sierra Palomera. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación número de costillas en la valva dorsal/número de costillas en el pliegue. SP: N=33. En negro: dimensiones del tipo.

El pliegue frontal suele presentar un escaso desarrollo y aparece tarde en el crecimiento, elevándose muy poco sobre el contorno general de la valva dorsal. Su altura es pequeña en relación a la longitud de la concha. La anchura, por el contrario, es grande, con valores medios de 11,72 mm, que definen un pliegue amplio muy tendido (figura 52C). Los flancos son netos, de subparalelos a ligeramente convergentes.



Comisura frontal monoplegada. Comisura lateral de trazado bastante recto y suave zigagueo. Escaso desarrollo de la *squama glotta* en la región posterior.

Las costillas son agudas, de tipo *tetrahedra*, y en la valva dorsal aparecen entre 18 y 30, con valores medios de 24 y moda de 26 (figura 52D). De ellas, entre 5 y 8 aparecen sobre el pliegue, siendo en este caso la media y la moda coincidentes e iguales a 6.

La figura 53 muestra el dibujo realizado con cámara clara de un ejemplar representativo de la especie procedente de Sierra Palomera.

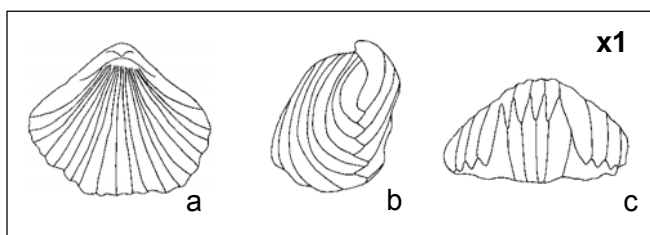


Figura 53. Dibujos con cámara clara del ejemplar SP-131/47 de *T. subconcinna* (Pliensbachiense Superior), con L=20,00 mm, A=23,91 mm y E=13,92 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

El nates es globoso, desde erecto a ligeramente incurvado, con un foramen grande y labiado, de hipotírido a submesotírido.

En los pocos ejemplares juveniles que se han podido observar es destacable la presencia de valvas biconvexas y de una comisura frontal rectimarginada.

#### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas del ejemplar SP-131/17 (figura 54).

Collar peduncular grueso y largo, bien desarrollado. Láminas dentales divergentes y gruesas que delimitan una cavidad umbonal central de contorno rectangular y unas cavidades laterales subtriangulares. Placas deltidiales de terminaciones agudas, dirigidas hacia la valva dorsal.

Dientes expandidos en su base, crenulados, rectos y muy voluminosos. Dentículos de gran desarrollo, gruesos y con terminaciones romas. Placas septaliales cortas, que definen un septalio ovalado, profundo y estrecho. Placas cardinales rectas, separadas del borde interno de la foseta que, a su vez, llega a recubrir bastante al diente. Fosetas crenuladas. Fosetas accesorias ausentes. Septo medio delgado y corto, que prácticamente no alcanza el plano de articulación de las valvas.

Bases crurales bien definidas. Crura de tipo raduliforme, de sección aplastada en sentido dorsoventral y algo arqueada. Láminas crurales con fuerte proyección hacia el interior de la valva ventral.

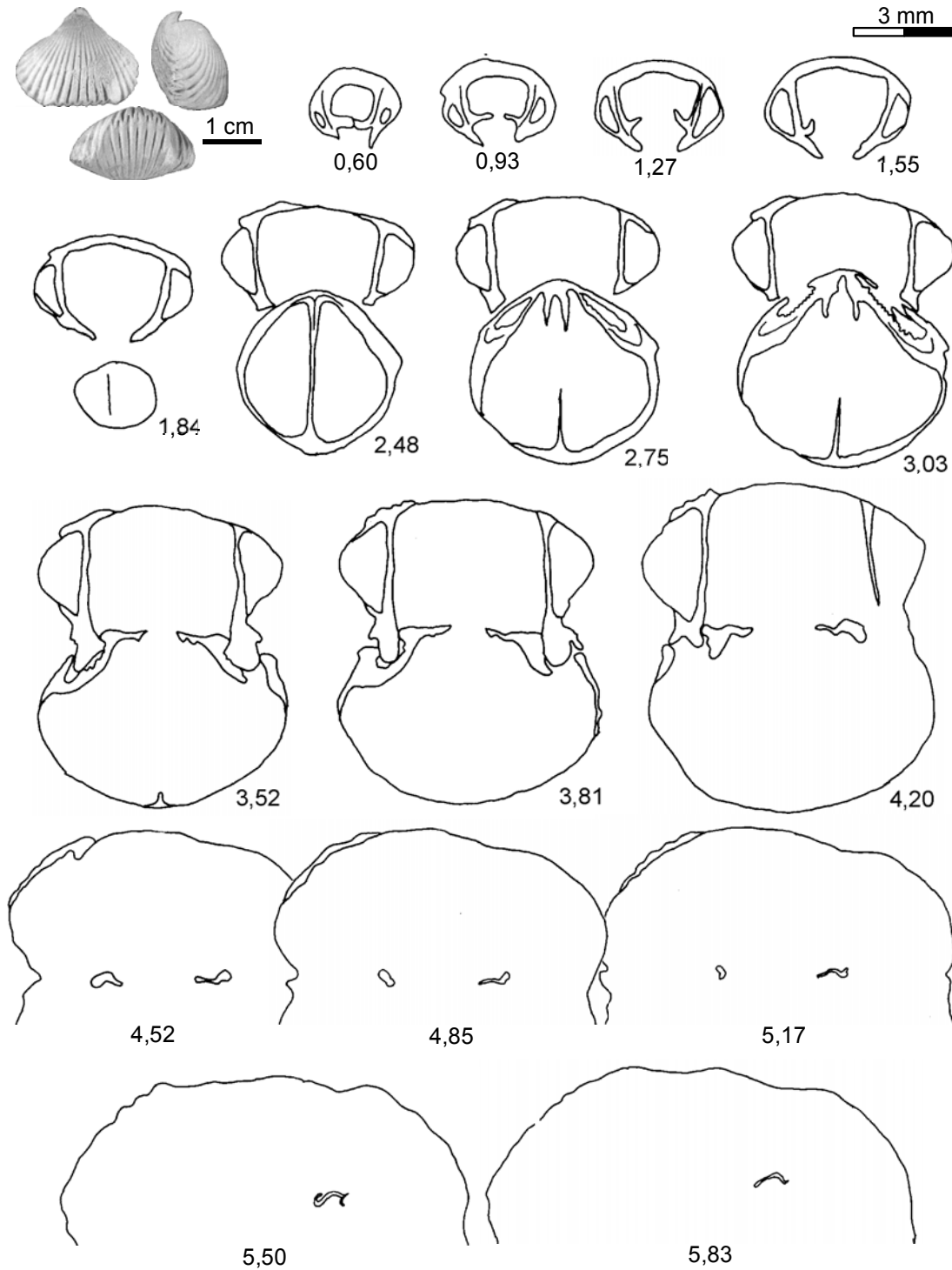


Figura 54. *T. subconcinna*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-131/17 del Pliensbachiense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=16,98, A=20,03, E=12,34.

### Variabilidad intraespecífica

La población de *T. subconcinna* registrada en el nivel 131 de Sierra Palomera (asociación monoespecífica de elementos acumulados) supone prácticamente el 100% de los ejemplares medidos sobre los que se ha descrito la especie, ya que incluye a 34 de los 38 individuos que conforman el total. Por esta razón, la variabilidad intraespecífica observada coincide plenamente con la variabilidad apuntada en el apartado de caracteres externos. En el Anexo II se incluyen las tablas con los valores medios de las variables y su desviación estándar (tablas XVIII-XIX).

### Discusión

Como ya se ha comentado anteriormente, DAVIDSON (1878, pág. 207) planteó la posibilidad de que la especie "*Rh. fodinalis*" definida por TATE en 1876 fuese sinónima de la definida por él, *T. subconcinna*. Con posterioridad, numerosos autores han confirmado la identidad de ambas denominaciones.

Esta especie presenta ciertas similitudes con ejemplares juveniles de *T. tetrahedra*. Sin embargo, difiere de esta última especie por su densidad de costulación, constituida por numerosas costillas finas. Este carácter también está presente en las formas juveniles de *Furcirhynchia*, pero en este caso la distinción puede establecerse por las características del umbo, que es voluminoso, erecto y presenta aristas laterales agudas en *Furcirhynchia*, mientras que en *T. subconcinna* es más pequeño, erecto o ligeramente incurvado.

Otro rinconélido que puede asemejarse a *T. subconcinna* es *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR, 1931), también presente en el Pliensbachense Superior. Se diferencia de la primera por sus costillas más agudas y por su pliegue frontal, mucho más desarrollado.

Entre las *Gibbirhynchia*, es posiblemente *G. northamptonensis* (DAVIDSON, 1878) la especie más próxima a *T. subconcinna*, no sólo considerando sus caracteres morfológicos, sino incluso su distribución, ya que también se registra en la Zona Spinatum. No obstante, su menor densidad de costulación, la posición del eje de anchura máxima y su umbo ventral muy incurvado permiten distinguirla de *T. subconcinna*.

En relación a nuestro material, podemos establecer ciertas diferencias con las figuras de referencia de DAVIDSON (1852). Su figuración original muestra ejemplares con una densidad de costulación y unas costillas mucho más finas que las observadas en los ejemplares de la Cordillera Ibérica atribuidos a *T. subconcinna*. Sin embargo, las figuras posteriores de AGER (1956) son muy similares a los ejemplares españoles. Queda sin respuesta por el momento la pregunta de si esta evidencia se debe a

cuestiones relacionadas con la variabilidad de la especie, o si los dibujos originales de Davidson pudieran estar algo exagerados o no reflejar con precisión los rasgos morfológicos de la especie. El neotipo de AGER (1956) se ajusta bastante bien a la distribución general de las nubes de puntos, aunque presenta valores de longitud, anchura y espesor algo más reducidos que las formas estudiadas en este trabajo.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Esta especie está representada en numerosas zonas pero con un escaso número de ejemplares: Reino Unido (Yorkshire, Somerset), Francia (Provenza), Argelia, Rumania y Península Ibérica (Cordillera Ibérica, Portugal).

Autores franceses como LANQUINE (1929) y CHARLES (1948) la sitúan en el Toarciense.

Tradicionalmente, para los autores ingleses la distribución de esta especie integra las zonas Margaritatus y Spinatum, pero AGER (1956) indica que sólo la ha identificado con total seguridad en la Zona Spinatum.

En la Cordillera Ibérica, GOY *et al.* (1984) la sitúan desde la parte media de la Zona Margaritatus hasta la Zona Serpentinus (Toarciense). Por su parte, SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la encuentran con seguridad en la parte media de la Zona Margaritatus y la citan con dudas en la Zona Spinatum y en la parte basal del Toarciense Inferior (Zona Tenuicostatum).

En las tres secciones estudiadas en las que se ha registrado la especie (Sierra Palomera, en la Rama Aragonesa, y Turmiel y La Ventosa del Ducado en la Rama Castellana; no se ha localizado en el Sector Septentrional) su distribución se extiende desde la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus) hasta la Zona Spinatum.

### Género *Quadratrhynchia* BUCKMAN, 1918

1914. *Quadratrhynchia* BUCKMAN, pág. 1 (*nomen nudum*).  
1915. *Quadratrhynchia* BUCKMAN, pág. 76 (*nomen nudum*).  
1918. *Quadratrhynchia* BUCKMAN, págs. 42 y 228.  
1956. *Quadratrhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 12.  
1965b. *Quadratrhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. H614.  
1967a. *Quadratrhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 157.  
1967. *Quadratrhynchia* BUCKMAN. ROUSSELLE & BISCH, págs. 779, 782.  
2002. *Quadratrhynchia* BUCKMAN. SAVAGE, MANCEÑIDO & OWEN, pág. 1354.

Especie tipo: *Quadratrhynchia quadrata* BUCKMAN, 1918.

Diagnosis original (BUCKMAN, 1918, pág. 42)

*Hypothyrid; (beak small, close-pressed to umbo, foramen small, circular, deltidial plates small, just conjunct); multiplicate; acutiplicate; dental plates approximate, parallel; ventral muscle-area sub-bulbiform; dorsal septum thin; dorsal muscle-scars forming a somewhat quadrate figure: the anterior scars somewhat broad, the posterior rather distant. A smooth or nearly smooth norella stage is not unusual, otherwise ribs are sharp to the beak or nearly so.*

Diagnosis original (BUCKMAN, 1918, pág. 42)

Hipotírido (umbo pequeño, foramen pequeño, circular, placas deltidiales pequeñas, conjuntas); multiplegado; láminas dentales próximas y paralelas; área muscular ventral bulbiforme; septo dorsal delgado; impresiones musculares dorsales de morfología cuadrada; las impresiones anteriores son anchas. No suele existir área posterior lisa; las costillas son agudas en el umbo o en sus proximidades.

Diagnosis enmendada (AGER, 1956, pág. 12)

Rinconélidos de tamaño medio a grande, expandidos lateralmente. Contorno de ovalado a subtrigonal. Uniplicación ancha y marcada en la comisura anterior, que se desarrolla muy tempranamente. Multicostulados, con costillas muy agudas. No existe área posterior lisa. Umbo pequeño, incurvado con foramen pequeño, circular, submesotírido. Collar peduncular bien desarrollado. Cavidad umbonal trigonal. Septo medio muy corto. Placas septaliales también cortas. Crura radulifer, con las bases no diferenciadas claramente. Las fosetas no están bien desarrolladas. Las fosetas accesorias o son pequeñas o no existen. Las impresiones musculares dorsales están separadas, son elípticas y equidimensionales. Las impresiones musculares ventrales o bien son elípticas o bien tienen forma de U.

Descripción (SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1354)

Tamaño de medio a grande, contorno de oval a subtrigonal, expandidos lateralmente, con valvas de equibiconvexas aplanadas a dorsibiconvexas gibosas; fuerte uniplicación, ancha, sin relieve, con numerosas costillas, muy marcadas (de 5 a 10 o 15 en el bocel); sin estadio liso; umbo pequeño, incurvado, foramen pequeño, submesotírido. Collar peduncular presente; septo medio dorsal muy corto, al igual que las placas septaliales; crura de tipo raduliforme. Impresiones musculares ventrales elípticas o en forma de U.

Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño medio a grande, de aspecto general globoso o fuertemente trilobulado. Contorno en vista dorsal de ovalado a triangular. La máxima dimensión corresponde a la anchura, seguida de la longitud y del espesor, siendo en general los valores medios de estas dos últimas variables muy próximos entre sí. Perfil lateral de biconvexo a planoconvexo, siendo siempre la valva dorsal marcadamente convexa. El pliegue aparece desde etapas muy tempranas del crecimiento, y en ocasiones se eleva sobre el contorno general de la valva dorsal. Los flancos laterales del pliegue son netos, paralelos entre sí. Comisura anterior fuertemente monoplegada en los ejemplares adultos. Multicostulados, con costillas agudas características, generalmente de tipo *quadrata* que recubren toda la concha, por lo que no se observa área posterior lisa. Umbo pequeño, de erecto a suberecto y poco globoso, con aristas laterales bien definidas. Foramen de circular a ovalado, submesotírido.

Descripción: caracteres internos

Cavidad umbonal ventral cuadrada. Cavidades laterales triangulares, definidas por láminas dentales divergentes desde la valva ventral a la línea de articulación. En ocasiones se observa collar peduncular. Placas deltidiales disjuntas, generalmente muy cortas y gruesas. Los dientes son rectos, fuertemente crenulados y expandidos dorsalmente. Dentículos laterales no siempre presentes; cuando se observan, suelen ser cortos. Proceso cardinal ausente. Septalio estrecho y profundo definido por unas placas septaliales de escaso desarrollo. Placas cardinales gruesas, individualizadas del borde interno de la foseta. Fosetas ovaladas y crenuladas. Septo medio dorsal corto y delgado que permanece de forma residual una vez superado el plano de articulación de las valvas.

Discusión

Como ya se ha mencionado anteriormente, existen bastantes similitudes morfológicas entre los tres géneros de la subfamilia Tetrarhynchiinae estudiados en este trabajo, definidos por BUCKMAN en 1918: *Gibbirhynchia*, *Tetrarhynchia* y *Quadratrhyrachia*. Podemos, sin embargo, establecer algunas diferencias basadas principalmente en los

caracteres externos que nos permiten distinguir las formas de *Quadratrirhynchia* de las restantes.

*Quadratrirhynchia* se diferencia de *Gibbirhynchia* por presentar conchas de mayores dimensiones, por su umbo de erecto a suberecto (que en *Gibbirhynchia* suele ser de incurvado a muy incurvado, generalmente en contacto con la valva dorsal) y por una costulación definida por costillas más gruesas.

Las mayores afinidades morfológicas de *Quadratrirhynchia* se relacionan con el género *Tetrarhynchia*. Por esta razón, AGER (1956, 1967a) y AGER *et al.* (1972) sugirieron que las formas de *Quadratrirhynchia* podrían representar en realidad una rama evolutiva terminal altamente especializada con una distribución geográfica y estratigráfica muy restringida. De hecho, en su trabajo sobre los rinconélidos del Lías de Gran Bretaña, AGER (1956) consideró a *Quadratrirhynchia* como un subgénero cuya primera aparición tiene lugar en el Sinemuriense Superior junto a *T. dunrobinensis*. Sin embargo, podemos establecer algunas diferencias entre los dos géneros: *Tetrarhynchia* presenta un pliegue frontal elevado y agudo que define un perfil subcinocéfalo de las conchas en vista lateral, así como una depresión anterior en la valva ventral por la existencia de un seno medio muy profundo. Por otro lado, las costillas de *Quadratrirhynchia* suelen ser más agudas, de tipo *quadrata* o *crassimedia*, y en ocasiones pueden aparecer bifurcadas a ambos lados del pliegue.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Hasta el momento, se ha encontrado en Reino Unido (Somerset, Dorset, Cotswolds), Francia (Ardennes-Lorraine, Provenza meridional, Quercy, Pirineos septentrionales), España (Cataluña, Pirineos meridionales, Cordillera Ibérica, cuenca asturiana y cuenca subbética), Portugal (Cuenca norlusiánica), Italia (Prealpes del Piamonte), Bulgaria (Stara Planina oriental) y Marruecos (Atlas Medio y Djebel Bou-Dahar).

El género *Quadratrirhynchia* se registra desde el Jurásico Inferior (Sinemuriense Superior) hasta el Jurásico Medio (Aalenense).

#### Especies referidas al género (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000):

- *Q. quadrata* BUCKMAN, 1918, págs. 42-43, lám. 13, fig. 1.
- *Q. crassimedia* BUCKMAN, 1918, lám. 13, fig. 3.
- *Q. attenuata* (DUBAR, 1931), pág. 116, lám. 1, fig. 1.
- *Q. vasconcellosi* (CHOFFAT) *in* DUBAR, 1931, pág. 22, lám. 1, figs. 9-10.

***Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN, 1918**

Tablas 26-28; figuras 55-58

Lámina 7, figuras 1-5

- pars* 1852. *Rhynchonella tetraedra* SOWERBY. DAVIDSON, lám. 18, fig. 6.  
 1853. *Rhynchonella tetraedra* SOWERBY. CHAPUIS & DEWALQUE, pág. 251, lám. 37, fig. 1.  
 1869. *Rhynchonella tetraedra* SOWERBY. DUMORTIER, pág. 330, lám. 42, figs. 10-13.  
 1880. *Rhynchonella* cf. *tetraedra* SOWERBY. PARONA, pág. 206, lám. 3, fig. 3.  
 1892. *Rhynchonella tetraedra* SOWERBY. PARONA, pág. 26, lám. 1, figs. 14-15.  
 1918. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN, pág. 42, lám. 13, fig. 1.  
 1918. *Quadratirhynchia sphaeroidalis* BUCKMAN, pág. 228, lám. 13, fig. 2.  
 1918. *Quadratirhynchia crassimedia* BUCKMAN, lám. 13, fig. 3a.  
 1918. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN, págs. 42-43, lám. 13, figs. 1a y 1e.  
 1918. *Quadratirhynchia sphaeroidalis* BUCKMAN, pág. 228, lám. 13, figs. 2a, 2b, 2e.  
 1948. *Rhynchonella quadrata* (BUCKMAN). DUBAR, pág. 212.  
 1956. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. AGER, pág. 14, lám. 2, fig. 1.  
 1956. *Quadratirhynchia crassimedia* BUCKMAN. AGER, pág. 16, lám. 2, fig. 2.  
 1956. *Quadratirhynchia crassimedia depressa* nov. subsp. AGER, pág. 17, lám. 1, fig. 8.  
 1967. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN *italica* nov. subsp. SACCHI VIALLI & CANTALUPPI, pág. 87, lám. 13, figs. 5-6.  
 1967. *Gibbirhynchia* (?) *crassimedia* (BUCKMAN). SACCHI VIALLI & CANTALUPPI, pág. 85, lám. 12, figs. 10-11.  
 1974a. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. GOY, pág. 781, lám. 109, fig. 1.  
 1974a. *Quadratirhynchia*? aff. *crassimedia* BUCKMAN. GOY, pág. 781, lám. 109, fig. 2.  
 1981. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. FAURÉ, pág. 140.  
 1984. *Quadratirhynchia crassimedia* BUCKMAN. CUBAYNES, BOUTET, DELFAUD & FAURÉ, pág. 359.  
 1984. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
 1987. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. SOLER & COMAS-RENGIGO, pág. 437.  
 1987. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN, morfotipos *crassimedia* y *sphaeroidalis*. ALMÉRAS & ELMÍ, pág. 36, lám. 1, figs. 17-20.  
 1989. *Quadratirhynchia crassimedia* BUCKMAN. TCHOUMATCHENCO, pág. 25, lám. 5, fig. 1.  
 1990. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. ALMÉRAS & FAURÉ, págs. 4 y 7.  
*non* 1991. *Quadratirhynchia crassimedia depressa* AGER. AGER, lám. 1, fig. 7.  
*non* 1992. *Quadratirhynchia crassimedia* BUCKMAN. MANCEÑIDO & DAGYS, lám. 111, fig. 15.  
*non* 1992. *Quadratirhynchia* aff. *quadrata* BUCKMAN. MANCEÑIDO & DAGYS, lám. 114, fig. 6.  
 ? 1994. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. TCHOUMATCHENCO, pág. 39, lám. 3, fig. 1.  
 1997. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 173.  
 2000. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 16, figs. 14-19.  
 2010. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. ALMÉRAS, BÉCAUD & COUGNON, lám. 2, figs. 10-11; lám. 5, fig. 8.

**Diagnosis**

*Quadratirhynchia* de tamaño grande, siendo la anchura su dimensión máxima, seguida de la longitud y del espesor. Contorno de pentagonal a subcircular con el borde anterior redondeado. Pliegue dorsal muy acusado y elevado sobre el contorno general de la valva dorsal. Costillas agudas de tipo *quadrata*. Flancos laterales netos y paralelos. Umbo ligeramente incurvado. Foramen submesotírido.



Ejemplar tipo

Fue designado por BUCKMAN (1918, lám. 13, figs. 1a y 1e) con categoría de holotipo. Procede del Pliensbachense Superior (Zona Spinatum) de Yeovil (Somerset) y fue refigurado por AGER (1956), quien añadió las vistas frontal y lateral a las figuras originales de BUCKMAN. Las dimensiones del holotipo son: L=22,3 mm, A=28,2 mm y E=23,4 mm.

Material estudiado

Se han identificado 36 ejemplares repartidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Turmiel (TU)	Rama Castellana	14	8
Almonad de la Cuba 2 (2CU)	Rama Aragonesa	1	0
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	21	18

Los ejemplares que por su buen estado de conservación han podido ser medidos constituyen el 70% del total.

Dimensiones

A continuación se incluyen las tablas dimensionales (tablas 26 y 27) y los valores de la desviación estándar (tabla 28) para los individuos registrados en las secciones de Turmiel y Sierra Palomera.

A	LD	L	E	ED	EV
21,43 (19,20 - 24,05)	17,46 (15,68 - 20,06)	19,11 (17,12 - 22,08)	15,37 (13,13 - 17,79)	11,27 (9,22 - 14,57)	4,11 (2,72 - 5,91)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
12,99 (10,35 - 14,99)	10,29 (7,97 - 13,50)	21,5 (19 - 25); 22	6 (5 - 8); 6	0,90 (0,78 - 1,04)	0,81 (0,70 - 0,93)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,62 - 0,84)	0,27 (0,16 - 0,38)	1,12 (0,96 - 1,28)	0,81 (0,63 - 1,30)	0,54 (0,40 - 0,68)	0,61 (0,54 - 0,65)

Tabla 26. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=8) de *Q. quadrata* de la Zona Margaritatus en la sección de Turmiel.

A	LD	L	E	ED	EV
20,22 (17,15 - 23,19)	16,38 (14,34 - 18,87)	18,44 (14,59 - 20,83)	15,72 (12,39 - 19,28)	11,65 (9,17 - 14,97)	4,18 (2,26 - 6,08)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
12,48 (10,27 - 16,12)	12,14 (8,84 - 15,61)	25 (18 - 32); 24	6 (5 - 7); 5	0,92 (0,76 - 1,07)	0,86 (0,73 - 1,05)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,74 (0,63 - 0,85)	0,26 (0,14 - 0,37)	1,10 (0,93 - 1,31)	0,97 (0,73 - 1,34)	0,66 (0,44 - 0,81)	0,62 (0,51 - 0,71)

Tabla 27. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=18) de *Q. quadrata* del nivel 131 del Pliensbachense Superior de la sección de Sierra Palomera.

TURMIEL									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,99	1,31	1,58	1,54	2,01	0,95	1,43	1,80	2,17	0,87
SIERRA PALOMERA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,02	1,42	1,62	1,66	1,62	1,09	1,45	2,11	3,16	0,77

Tabla 28. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *Q. quadrata* en las secciones estudiadas.

Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño grande cuya máxima dimensión corresponde a la anchura, seguida de la longitud y el espesor. En los ejemplares estudiados, los valores medios de la longitud se concentran entre los 17 y los 21 mm; los de la anchura, entre los 18 y los 24 mm (figura 55A); los del espesor, entre los 14 y los 18 mm (figura 55B). Contorno subcircular, en ocasiones subpentagonal, con el borde anterior y las extensiones laterales de la concha ligeramente redondeados. Conchas globosas, con valores del índice de globosidad entre 0,6 y 0,9. El eje de anchura máxima se sitúa generalmente en el tercio anterior de la longitud. Perfil lateral planoconvexo o débilmente biconvexo, destacándose un abombamiento pronunciado en la región umbonal que disminuye progresivamente hacia la parte anterior de las valvas. La valva dorsal presenta aproximadamente un espesor tres veces superior al de la ventral. Asimismo, la relación entre el espesor de las valvas y el espesor total de la concha (promedios de  $ED/E=0,73$  y de  $EV/E=0,26$ ) indica que mientras la valva menor aumenta su convexidad en el transcurso del crecimiento, la menor permanece más aplanada.

Comisura frontal intensamente monoplegada. Comisura lateral generalmente recta, que arranca desde la parte anterior con un zizagueo muy acusado que se torna más suave y alabeado en las proximidades del nates, desarrollando una *squama glotta* poco marcada.

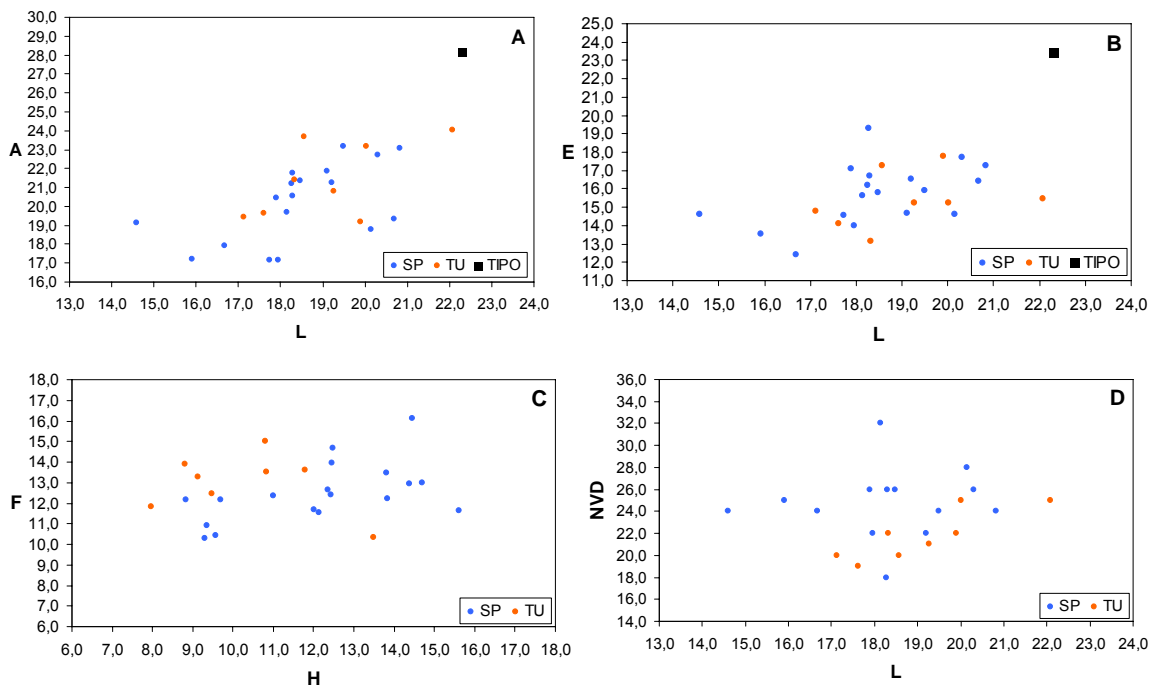


Figura 55. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *Q. quadrata* estudiados. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. SP: N=18; TU: N=8. En negro: dimensiones del tipo.

El pliegue aparece muy marcado, se desarrolla tempranamente en el crecimiento y muestra una cierta concavidad en la valva ventral, delimitada por unos flancos de paralelos a suparalelos que otorgan a la uniplicación una morfología cuadrangular, generalmente con mayor anchura que altura, muy característica de la especie (figura 55C).

Costillas muy agudas de tipo *quadrata*, con un promedio de 6 en el pliegue y de 23 sobre la valva dorsal. Los ejemplares de Sierra Palomera presentan una costulación más intensa (figura 55D). En todos los casos las costillas del pliegue alcanzan la comisura frontal. La costulación afecta a la superficie total de ambas valvas, no encontrándose un área posterior lisa. Los ejemplares de mayor tamaño muestran también costillas más pronunciadas. El umbo se presenta desde erecto a ligeramente incurvado. Aristas laterales del umbo bien definidas y foramen circular, submesotírido. La figura 56 muestra tres dibujos realizados con cámara clara de ejemplares de *Q. quadrata* procedentes de dos de las secciones estudiadas.

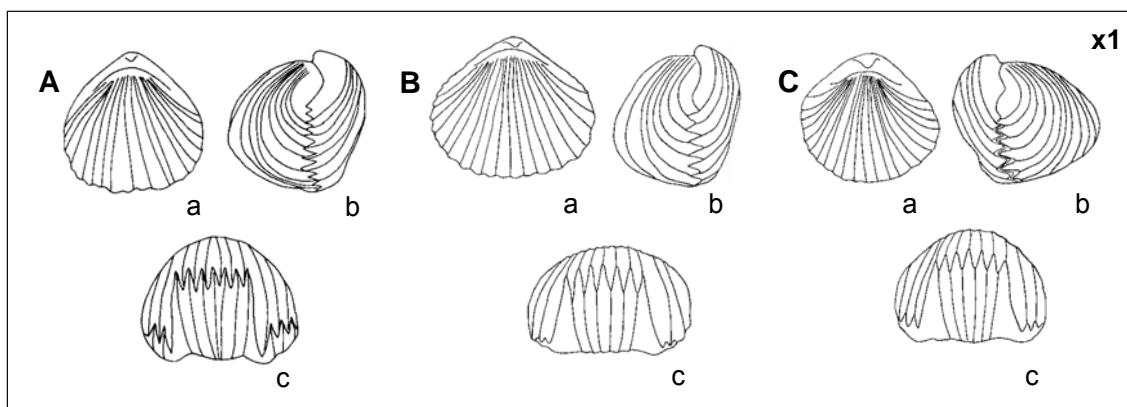


Figura 56. Dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de *Q. quadrata*. A) TU-25/10 (Zona Margaritatus), con L=19,90 mm, A=19,20 mm y E=17,79 mm; B) TU-25/9 (Zona Margaritatus), con L=20,02 mm, A=23,20 mm y E=15,23 mm; C) SP-131/8 (Pliensbachiense Superior), con L=18,14 mm, A=19,68 mm y E=15,61 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas del ejemplar TU-25/13 (figura 57).

No se observa collar peduncular. Cavidad umbonal central ancha, de morfología cuadrangular y cavidades laterales inicialmente subcirculares, que terminan siendo ovaladas. Placas deltidiales disjuntas. Láminas dentales subparalelas de espesor medio, largas, presentes hasta el plano de articulación de las valvas. Dientes fuertes, rectos, débilmente crenulados y expandidos dorsalmente. Se insertan en fosetas de base inclinada hacia el exterior de la concha. Presencia de dentículos laterales de escaso desarrollo con fosetas accesorias lisas poco definidas.

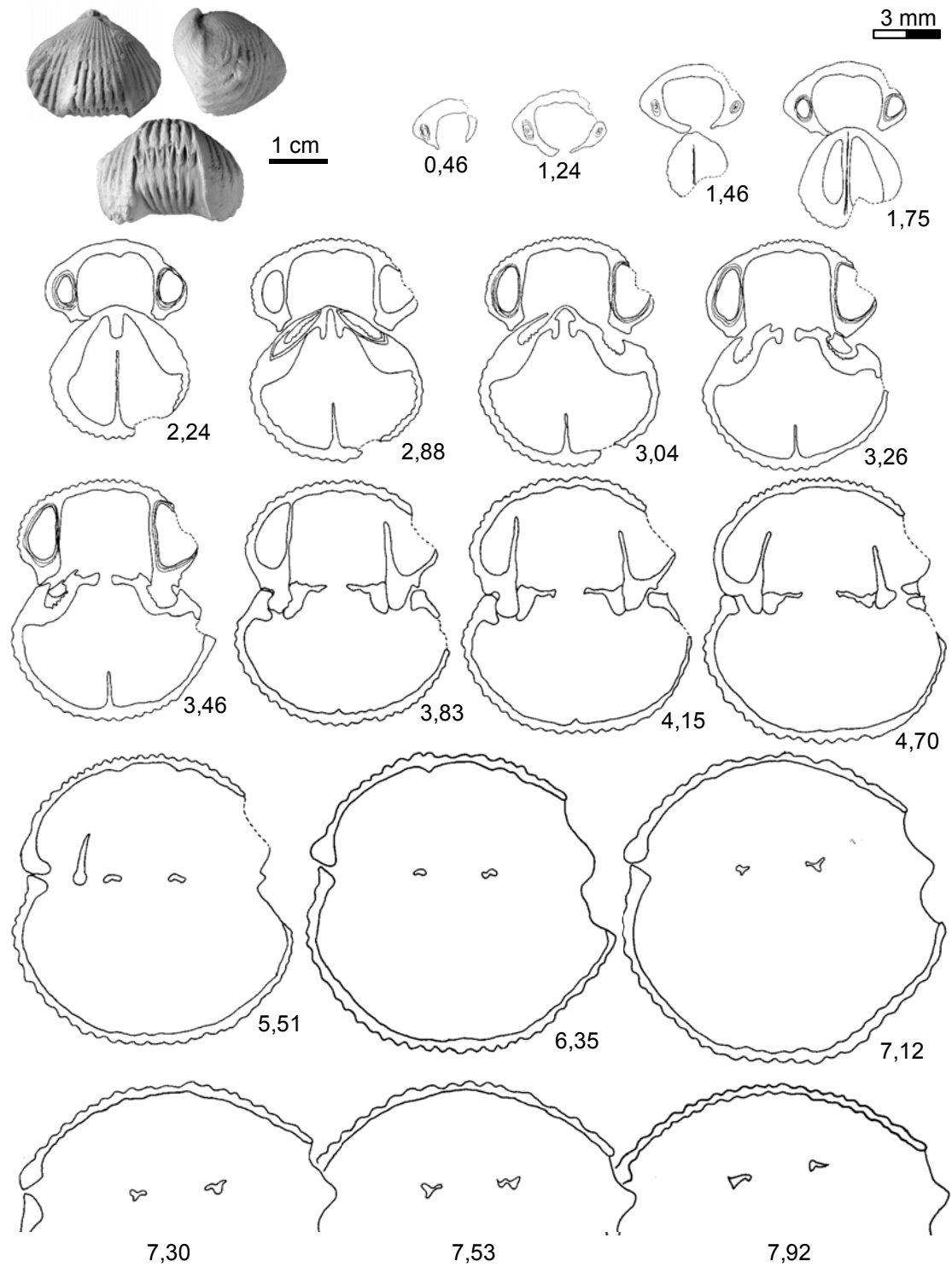


Figura 57. *Q. quadrata*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TU-25/13 de la Zona Margaritatus de la sección de Turmiel. Dimensiones principales (en mm): L=18,56, A=23,69, E=17,29.

Septalio estrecho y profundo, delimitado por placas septaliales delgadas y cortas. Placas cardinales inicialmente cóncavas hacia la valva dorsal que se presentan algo diferenciadas del borde interno de la foseta. Septo medio muy estrecho y muy corto, aunque todavía persiste en las primeras secciones al nivel del plano de articulación. Bases crurales poco diferenciadas y muy estrechas. Crura raduliforme de sección triangular en el ejemplar seccionado.

La figura 58 ilustra en detalle algunos caracteres internos del ejemplar seccionado.

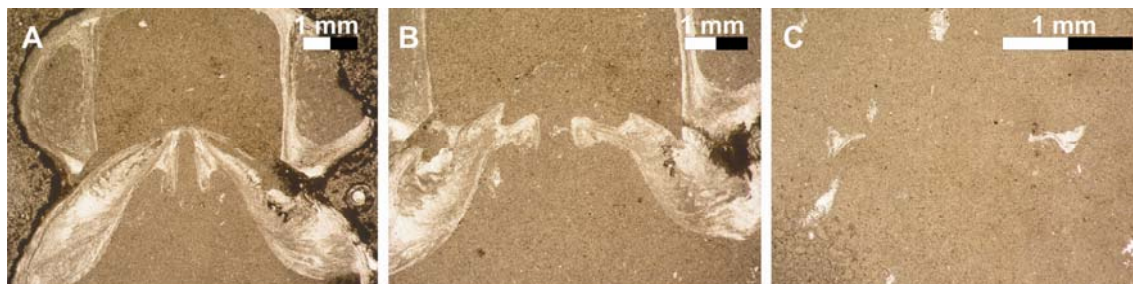


Figura 58. *Q. quadrata*. Fotografías de detalle del ejemplar TU-25/13 (Zona Margaritatus). A) Septalio estrecho y profundo a 2,88 mm del umbo; B) placas cardinales robustas y fosetas crenuladas a 3,26 mm del umbo; C) aspecto de la crura a 7,72 mm del umbo.

#### Variabilidad intraespecífica

En las secciones donde se registra la especie *Q. quadrata* no se ha encontrado ningún nivel con un número de ejemplares superior a 25 que nos permita discutir la variabilidad intraespecífica en términos numéricos. Sin embargo, desde un punto de vista cualitativo, la mayor variabilidad observada se relaciona con diferencias en el espesor de las conchas; con el grosor de las costillas, si bien la densidad de costulación es siempre muy alta; y con la posición del eje de anchura máxima que, aunque suele situarse en el tercio anterior de la longitud, en algunos ejemplares está algo retrasado hacia la parte media.

#### Discusión

Posiblemente la especie con la que más afinidades muestra *Q. quadrata* sea *T. tetrahedra*. Sin embargo, se diferencia de ella por presentar mayores dimensiones (promedios de  $L=18,77$  mm,  $A=20,82$  mm y  $E=15,54$  mm, frente a  $L=12,49$  mm,  $A=13,75$  mm y  $E=10,83$  mm), su menor altura del pliegue en relación a su anchura (media de  $H/F=0,89$  frente a  $H/F=1,05$ ), la terminación del pliegue, que forma un ángulo agudo en *T. tetrahedra* y es recta en *Q. quadrata*, el número de costillas en el pliegue, mayor en *Q. quadrata* (con valores medios de 6 e intervalos de variación entre 5 y 8, mientras que en *T. tetrahedra* la media es de 3 y los intervalos de variación entre 2 y 5), así como en la forma de éstas, más agudas en *Q. quadrata*.

Los caracteres internos del ejemplar seccionado (figura 57) encajan bien con los definidos para la especie por AGER (1956, pág. 15, text-fig. 11), así como con los del ejemplar procedente de Pirineos ilustrado por ALMÉRAS & FAURÉ (2000, pág. 345, fig. hors-texte 53), con una excepción: la ausencia de collar peduncular. Es posible que la falta de esta estructura se deba a su pérdida en el proceso de realización de las secciones seriadas.

El tipo incluido en los gráficos L-A y L-E tiene un tamaño considerablemente mayor que el de nuestros ejemplares. De hecho, su posición queda bastante alejada de los valores más altos proyectados sobre la nube de puntos general. Comparando nuestro material con el de Pirineos figurado por ALMÉRAS & FAURÉ (2000, lám. 16, figs. 14-18) se observa que los valores de L y A son muy próximos (con excepción de la figura 17m, que presenta un valor de la anchura muy elevado), mientras que el espesor, que presenta una variabilidad más acusada, es considerablemente menor que la longitud en tres de los ejemplares (figs. 14, 15 y 16), al igual que ocurre con los nuestros. Por consiguiente, aunque los caracteres cualitativos de nuestro material coinciden con los del holotipo, sus dimensiones se ajustan más a las figuraciones de los autores franceses.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Esta especie ha sido citada en Reino Unido (Somerset, Dorset y Cotswolds); en Italia (Gozzano); en Bulgaria (Stara Planina oriental); en Francia, (Ardennes-Lorraine, Quercy, Pirineos franceses); en Marruecos (Jebel Bou-Dahar); y en España, en las Ramas Castellana y Aragonesa de la Cordillera Ibérica.

En Francia, *Q. quadrata* presenta una extensión vertical que se corresponde con la Zona Spinatum (CHAPUIS & DEWALQUE, 1853; ALMÉRAS & ELMÍ, 1987). Se ha considerado especie índice para el dominio francés del norte del Tethys junto con *Zeilleria* (*Zeilleria*) *quadrifida* (LAMARCK, 1819), ambas registradas en la Zona Spinatum (ALMÉRAS *et al.*, 1997). REVERT (1971) la encuentra en la Zona Ibex (Biozona de Gibbirhynchia curviceps).

PARONA (1880, 1892) y SACCHI VIALI & CANTALUPPI (1967) la citan en el Lías medio de Italia.

TCHOUMATCHENCO (1971, 1972a y b) sitúa esta especie dentro de su Biozona de Homoeorhynchia acuta, que comprende las zonas Margaritatus y Spinatum.

BUCKMAN (1918) y AGER (1956) la reconocen en la Zona Spinatum del Reino Unido asociada a *Prionorhynchia serrata* (SOWERBY, 1825). Según estos autores, no se conoce fuera de esta zona.

En Marruecos, DUBAR (1948) la registra en la parte alta del Pliensbachense Superior, mientras que la presencia de esta especie no está asegurada ni en Turquía (AGER, 1991), ni en Argentina (MANCENIDO & DAGYS, 1992). En Argelia occidental TCHOUMATCHENCO (1994) la cita con dudas y ALMÉRAS *et al.* (2007) la reconocen en la parte media del Pliensbachense Superior (Zona Algovianum), así como en la parte alta (Zona Emaciatum, Subzona Solare).

En Bulgaria se sitúa en la Biozona de Homoeorhynchia acuta, en la parte alta del Pliensbachense Superior (TCHOUMATCHENCO, 1989).

En los Pirineos franceses, ALMÉRAS & FAURÉ (2000) establecen su registro en la Zona Spinatum, concretamente entre las subzonas Apyrenum y Hawskerense.

En el Macizo Armoricano francés, ALMÉRAS *et al.* (2010) la sitúan en la Zona Spinatum, Subzona Hawskerense.

En España, GOY (1974a) la cita en la Zona Spinatum de la Cordillera Ibérica; GOY *et al.* (1984) amplían esta distribución a la parte superior de la Zona Margaritatus y SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la encuentran únicamente en la Zona Spinatum. COMAS-RENGIFO *et al.* (2008) restringen su aparición a la parte terminal de la Zona Spinatum en las secciones estudiadas en la costa de Asturias.

En este trabajo, *Q. quadrata* se registra desde la parte alta de la Zona Margaritatus hasta la Zona Spinatum, siendo esta distribución coincidente con la dada por GOY *et al.* (1984). En la Rama Aragonesa la especie aparece acantonada en la Zona Spinatum (secciones de Almonacid de la Cuba 2 y Sierra Palomera), mientras que en la Rama Castellana (sección de Turmiel), *Q. quadrata* se reconoce ya en la Zona Margaritatus, no llegando a alcanzar la última zona del Pliensbachense Superior. No se ha reconocido hasta el momento en el Sector Septentrional.

***Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR, 1931)**

Tablas 29-33; figuras 59-65  
Lámina 7, figuras 6-11; Lámina 8, figuras 1-11

- ? 1871. *Terebratula tetraedra* SOWERBY. QUENSTEDT, pág. 59, lám. 37, fig. 127.  
1931. *Rhynchonella dumbletonensis* DAVIDSON. DUBAR, págs. 16-17, lám. 1, fig. 1.  
1931. *Rhynchonella dumbletonensis* var. *attenuata* DUBAR, pág. 17, lám. 1, fig. 3.
- ? 1956. *Rhynchonella northamptonensis* DAVIDSON. CASTELL, CONCHA & DE LA REVILLA, lám. 2, fig. 4.  
1956. *Rhynchonella* aff. *dumblentonensis* DAVIDSON. CASTELL, CONCHA & DE LA REVILLA, lám. 3, fig. 1.
- ? 1960. *Rhynchonella dumblentonensis* DAVIDSON. GOURION, págs. 97-98, lám. 2, figs. 3-4.  
1966. *Quadratirhynchia dumblentonensis* (DAVIDSON). BEHMEL & GEYER, lám. 5, fig. 7.  
1969. *Homoeorhynchia?* sp. DELANCE, págs. 24-25, lám. 8, fig. 14.  
1969. *Tetrahynchia* cf. *tetrahedra* (SOWERBY). DELANCE, págs. 25-26, lám. 8, fig. 9.  
1971. *Quadratirhynchia* sp. GOY & ROBLES, lám. 2, fig. 1.  
1972. *Rhynchonella dumblentonensis* DAVIDSON in DUBAR 1931. GOY en MELÉNDEZ-HEVIA & RAMÍREZ DEL POZO, lám. 6, figs. 7-9.  
1973. *Rhynchonella tetraedra* (SOWERBY). MELÉNDEZ-HEVIA, lám. A-7, figs. 1-3, 7-9.  
1973. *Rhynchonella dumblentonensis* var. *attenuata* DUBAR. MELÉNDEZ-HEVIA, lám. A-8, figs. 12-17.  
1974a. *Rhynchonella* (*Gibbirhynchia?*) sp. GOY, pág. 780, lám. 108, figs. 6a y b.  
1974a. *Quadratirhynchia* sp. (= *Rh. dumblentonensis* DAVIDSON in DUBAR, 1931). GOY, pág. 782, lám. 109, figs. 3a-d, 4a-c, 5a-c.  
1975. "*Rhynchonella*" *dumblentonensis* DAVIDSON in DUBAR. COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 322, lám. 5, figs. 4 y 5.
- pars* 1979. *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN. CLUTSON, pág. 114, lám. 3, figs. 1, 3 y 9.  
1982. "*Rhynchonella*" *attenuata* DUBAR. ALMÉRAS & MOULAN, pág. 283.  
1984. "*Rhynchonella*" *attenuata* DUBAR. ALMÉRAS & ELMÍ, lám. 1, figs. 5 y 6.  
1984. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). CALZADA, págs. 543-545, fig. 2 del texto.  
1984. *Quadratirhynchia* sp. GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
1987. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
1996. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). ALMÉRAS, MOUTERDE, BENEST, ELMÍ & BASSOULLET, pág. 148.  
1997. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 173.  
1998. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). GARCÍA JORAL & GOY, fig. 1.  
2000. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 16, figs. 20-24.  
2002. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). ALMÉRAS & BECAUD, lám. 1, fig. 6.  
2010. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.  
2010. *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR). ALMÉRAS, BECAUD & COUGNON, lám. 2, fig. 12.

**Diagnosis**

*Quadratirhynchia* de tamaño grande y contorno de ovalado a pentagonal. El eje de anchura máxima se sitúa en el tercio anterior de la concha; en ocasiones aparece algo más retrasado. Planoconvexos, con la valva dorsal mucho más abombada que la ventral. Pliegue frontal simétrico de gran desarrollo, que se eleva bastante sobre el contorno general de la valva dorsal y aparece tempranamente en el crecimiento. Flancos de paralelos a ligeramente convergentes. Costillas agudas, de tipo *quadrata* que generalmente recubren toda la superficie de la concha. A veces se observa un área posterior lisa. Umbo pequeño e incurvado, con foramen de circular a ovalado,



submesotírido. Collar peduncular no siempre presente. Placas deltidiales disjuntas. Dientes rectos y fuertemente crenulados. Septalio profundo, alargado y estrecho. Septo medio de longitud variable. Crura raduliforme.

#### Ejemplar tipo

Tiene categoría de holotipo y corresponde a la lám. 1, figs. 3a-d de DUBAR (1931), que lo atribuye al Lías Medio (Pliensbachense Superior) de Torre las Arcas (Teruel). Aunque este material fue figurado por el autor en su trabajo sobre los braquiópodos liásicos de Cataluña, el ejemplar pertenece a la colección de BATALLER, depositada actualmente en el Museo Geológico del Seminario de Barcelona. Sus dimensiones aproximadas, tomadas de la figuración original, son: L=20 mm, A=22 mm y E=15 mm.

#### Material estudiado

167 ejemplares repartidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
La Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	2	2
Renales (RE)	Rama Castellana	16	11
Turmiel (TU)	Rama Castellana	57	32
Almonad de la Cuba 2 (2CU)	Rama Aragonesa	24	12
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	68	38

Del total de ejemplares atribuidos a la especie se han podido realizar medidas sobre el 57%. Para los estudios biométricos se han considerado lotes de todas las secciones con excepción de La Ventosa del Ducado, donde únicamente se han registrado y medido dos individuos.

#### Dimensiones

Las tablas 29-32 recogen los valores medios de las variables en los ejemplares de esta especie, así como los promedios de la desviación estándar (tabla 33).

A	LD	L	E	ED	EV
22,02 (18,97 - 24,43)	16,51 (14,10 - 18,76)	17,62 (15,43 - 20,54)	18,17 (12,49 - 21,09)	14,54 (9,82 - 18,09)	3,64 (1,93 - 6,99)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
12,26 (8,88 - 13,66)	14,32 (8,97 - 16,63)	21 (17 - 27); 17	5,5 (3 - 7); 5	0,80 (0,72 - 0,88)	1,03 (0,81 - 1,22)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,80 (0,70 - 0,88)	0,20 (0,12 - 0,35)	1,25 (1,14 - 1,38)	1,17 (0,85 - 1,45)	0,81 (0,58 - 0,99)	0,56 (0,43 - 0,64)

Tabla 29. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=7) de *Q. attenuata* del nivel 28 (Pliensbachense Superior) en la sección de Renales.

A	LD	L	E	ED	EV
23,87 (17,46 - 32,09)	17,81 (7,41 - 21,59)	19,59 (15,30 - 29,52)	16,99 (9,03 - 21,97)	16,99 (9,03 - 21,97)	3,87 (2,00 - 5,54)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
13,51 (8,15 - 17,98)	16,37 (7,50 - 22,43)	19 (15 - 25); 17	5 (3 - 7); 5	0,83 (0,69 - 1,13)	1,07 (0,76 - 1,30)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,81 (0,72 - 0,91)	0,19 (0,09 - 0,30)	1,22 (0,88 - 1,46)	1,21 (0,71 - 1,57)	0,84 (0,49 - 1,10)	0,57 (0,44 - 0,67)

Tabla 30. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=30) de *Q. attenuata* de la Zona Spinatum en la sección de Turmiel.

A	LD	L	E	ED	EV
20,58 (12,94 - 29,79)	15,99 (10,86 - 21,35)	16,98 (11,06 - 23,61)	17,80 (11,40 - 24,92)	14,58 (9,58 - 21,17)	3,14 (1,82 - 4,87)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
12,62 (6,95 - 21,84)	15,17 (9,49 - 20,58)	22 (18 - 30); 20	5 (4 - 6); 5	0,82 (0,6 - 0,98)	1,07 (0,86 - 1,34)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,82 (0,73 - 0,91)	0,17 (0,09 - 0,27)	1,23 (1,02 - 1,51)	1,27 (0,93 - 1,45)	0,92 (0,64 - 1,17)	0,60 (0,50 - 0,73)

Tabla 31. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=12) de *Q. attenuata* de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) en la sección de Almonacid de la Cuba 2.

A	LD	L	E	ED	EV
23,57 (18,89 - 26,86)	16,99 (12,48 - 19,40)	18,73 (14,40 - 20,83)	17,53 (13,12 - 21,5)	14,55 (9,04 - 18,69)	2,97 (1,57 - 4,56)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
13,41 (10,77 - 15,81)	15,44 (10,46 - 21,0)	21,5 (16 - 30); 22	5 (3 - 7); 5	0,80 (0,68 - 1,00)	0,94 (0,72 - 1,15)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,83 (0,69 - 0,91)	0,17 (0,09 - 0,31)	1,26 (1,00 - 1,47)	1,16 (0,82 - 1,46)	0,83 (0,57 - 1,06)	0,57 (0,51 - 0,65)

Tabla 32. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=15) de *Q. attenuata* del nivel 177 (Pliensbachense Superior) en la sección de Sierra Palomera.

RENALES (RE-28)									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,81	1,38	1,57	2,53	1,98	1,49	1,48	2,18	3,47	1,28
TURMIEL									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,96	2,56	2,45	2,94	3,01	1,10	2,00	3,35	2,31	0,98
ALMONACID DE LA CUBA 2									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
4,45	3,60	3,91	3,86	3,75	1,00	4,00	3,43	3,70	0,85
SIERRA PALOMERA (SP-177)									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,49	1,86	1,82	2,41	2,68	0,98	1,56	2,68	3,71	0,90

Tabla 33. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *Q. attenuata* en las secciones estudiadas.

#### Descripción: caracteres externos

*Quadratrhyndia* de tamaño grande, cuya dimensión máxima es la anchura (promedio, entre 19 y 23 mm), seguida por el espesor (promedio entre 13 y 20 mm) y la longitud (promedio entre 16 y 19 mm), aunque estas dos últimas magnitudes presentan medias muy similares. Los valores máximos de longitud se localizan en algunos ejemplares de las secciones de Almonacid de la Cuba 2 y Turmiel (figura 59A). Los valores menores de la longitud, anchura y espesor se registran en Sierra Palomera, encontrándose también en Almonacid de la Cuba 2 algunos ejemplares de pequeño espesor. Tal y como puede apreciarse en los gráficos de dispersión para L, A y E (figuras 59A y B), los máximos de anchura y espesor no siempre se corresponden con los de la longitud.

El eje de anchura máxima se sitúa generalmente a unos 2/3 de la longitud total de la concha. Su posición define un contorno pentagonal, en ocasiones ovalado. El índice de globosidad es muy alto, con una media siempre superior a 0,9 y promedios parciales iguales o superiores a 1 en tres de las secciones estudiadas: Renales, Turmiel y Almonacid de la Cuba 2. Únicamente en algunos niveles de Sierra Palomera la media es menor de 0,86, probablemente porque los ejemplares están ligeramente deformados.

Conchas planoconvexas, con la valva dorsal fuertemente abombada ya desde su parte posterior (valores de ED cinco veces superiores a los de ED de media) y la ventral muy aplastada, aunque posee cierta convexidad en la región próxima al umbo.

Comisura frontal fuertemente uniplegada. Comisura lateral de trazado recto y contorno en zigzag debido a las numerosas costillas que jalonan ambas valvas. Desarrollo poco acusado de la *squama glotta*.

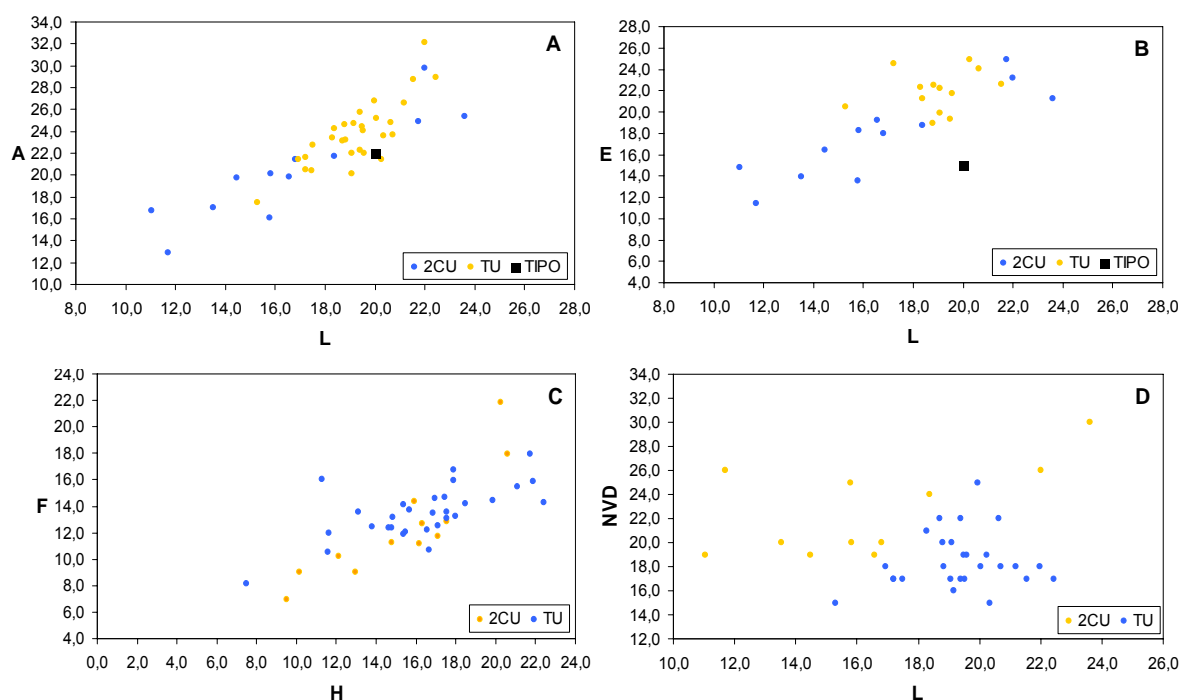


Figura 59. Gráficos de dispersión para los ejemplares de *Q. attenuata* de la Zona Spinatum de Almonacid de la Cuba 2 y Turmiel. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 2CU: N=12; TU: N=30 ejemplares. En negro: dimensiones del tipo.

Pliegue dorsal simétrico muy fuerte, que aparece pronto en el crecimiento y que destaca sobre el contorno general de la valva dorsal. En promedio, los pliegues más elevados corresponden a los ejemplares de Almonacid de la Cuba 2 y Turmiel (figura 59C), con valores máximos y mínimos de H muy acusados, mientras que los pliegues con menor relación H/F se encuentran en los individuos de Sierra Palomera. Los valores medios de altura y anchura del pliegue se encuentran en torno a los 11-16 mm y 11-13 mm, respectivamente. El seno frontal es profundo y relativamente ancho. Los flancos laterales del pliegue son netos, de paralelos a ligeramente convergentes.

La densidad de costulación es en general baja, si bien se encuentran individuos de tamaño pequeño más intensamente costulados que los de talla mayor. Las costillas son agudas de tipo *quadrata*, con un intervalo de variación de entre 15 y 30 sobre la valva dorsal (figura 59D) y de entre 3 y 8 en el pliegue. La media para la especie es de

entre 19 y 22 costillas en la valva dorsal y de 5 en el pliegue, con moda también de 5. Se observa que en algunos ejemplares existen entre 1 y 2 costillas del pliegue que no alcanzan la comisura frontal. Asimismo, a veces la costulación no siempre recubre por completo la superficie de las valvas, quedando en ocasiones un área posterior lisa.

Umbo ventral pequeño, globoso, de ligeramente a muy incurvado, con aristas laterales marcadas. Foramen pequeño, poco expuesto, de circular a ovalado, submesotírido.

En la figura 60 se muestran dos ejemplares de *Q. attenuata* dibujados con cámara clara que proceden de dos de las secciones en las que se ha registrado esta especie.

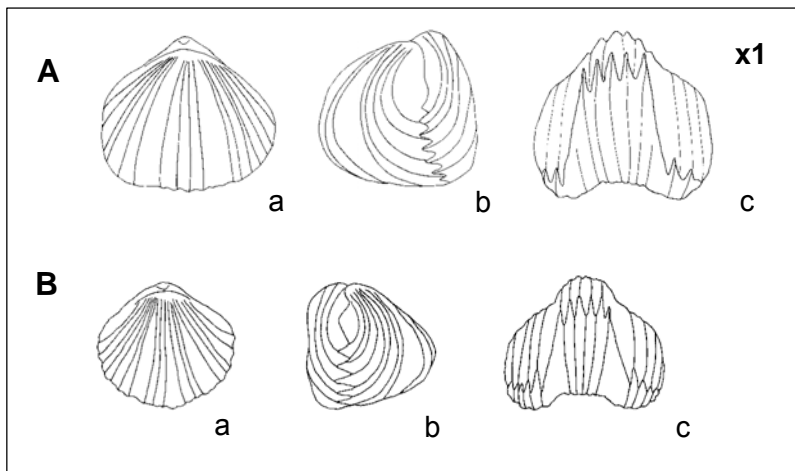


Figura 60. Dibujos con cámara clara de dos ejemplares de *Q. attenuata*. A) TU-40/29 (Zona Spinatum), con L=20,65 mm, A=24,78 mm y E=22,30 mm; B) RE-28 sup./4 (Zona Spinatum), con L=16,66 mm, A=20,77 mm y E=17,66 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

#### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de tres ejemplares (SP-177/6, TU-40/23 y OL-73/3, figuras 61, 62 y 63, respectivamente).

Cavidad umbonal alargada en sentido dorsoventral. Cavidades laterales triangulares bien desarrolladas. En el ejemplar OL-73/3 se reconoce en la valva ventral un euseptodium de fuerte desarrollo (figuras 63 y 65). Presencia de un collar peduncular grueso en dos de los ejemplares seccionados (figuras 62 y 63). Láminas dentales gruesas, subparalelas. Placas deltoidales disjuntas, cortas. Dientes rectos, muy crenulados, algo expandidos en su parte basal. Dentículos pequeños, muy delgados y con terminaciones afiladas, que forman un ángulo agudo con los dientes.

Septalio en forma de V, profundo, alargado y estrecho, definido por placas septaliales muy alargadas. Septo medio delgado, de longitud variable. En ocasiones se separa tardíamente de las placas septaliales, persistiendo de forma residual una vez superado el plano de articulación de las valvas. Placas cardinales subhorizontales, generalmente bien desarrolladas, separadas del borde interno de la foseta que tiende a recurvarse hasta encajar en una constricción del diente. Fosetas muy crenuladas, inclinadas hacia el exterior de la valva dorsal.

Crura raduliforme de sección triangular, con bases crurales muy bien definidas y también triangulares. Láminas de las cruras con fuerte proyección hacia el interior de la valva ventral.

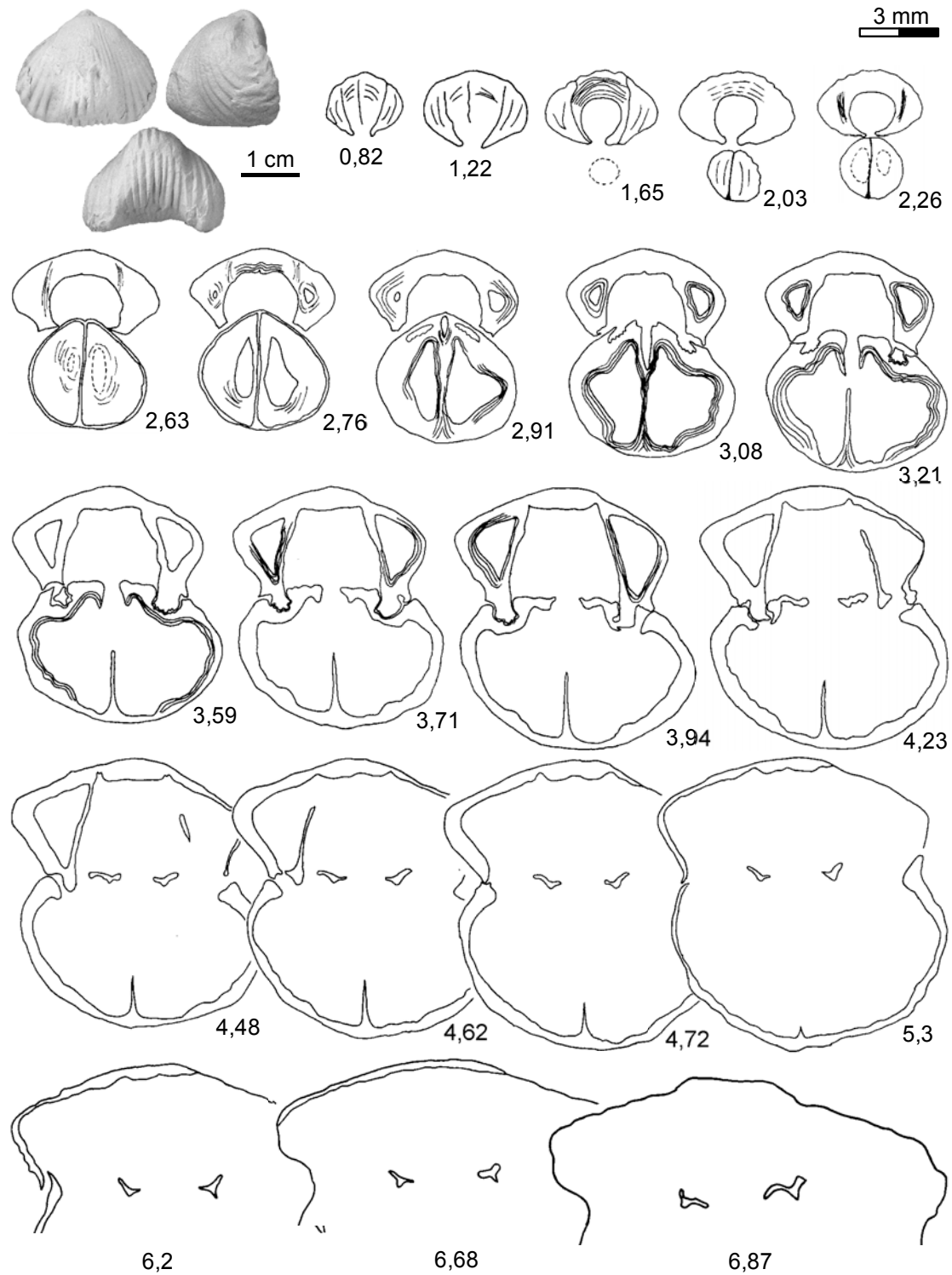


Figura 61. *Q. attenuata*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-177/6 de la Zona Spinatum de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=20,00, A=24,72, E=18,10.

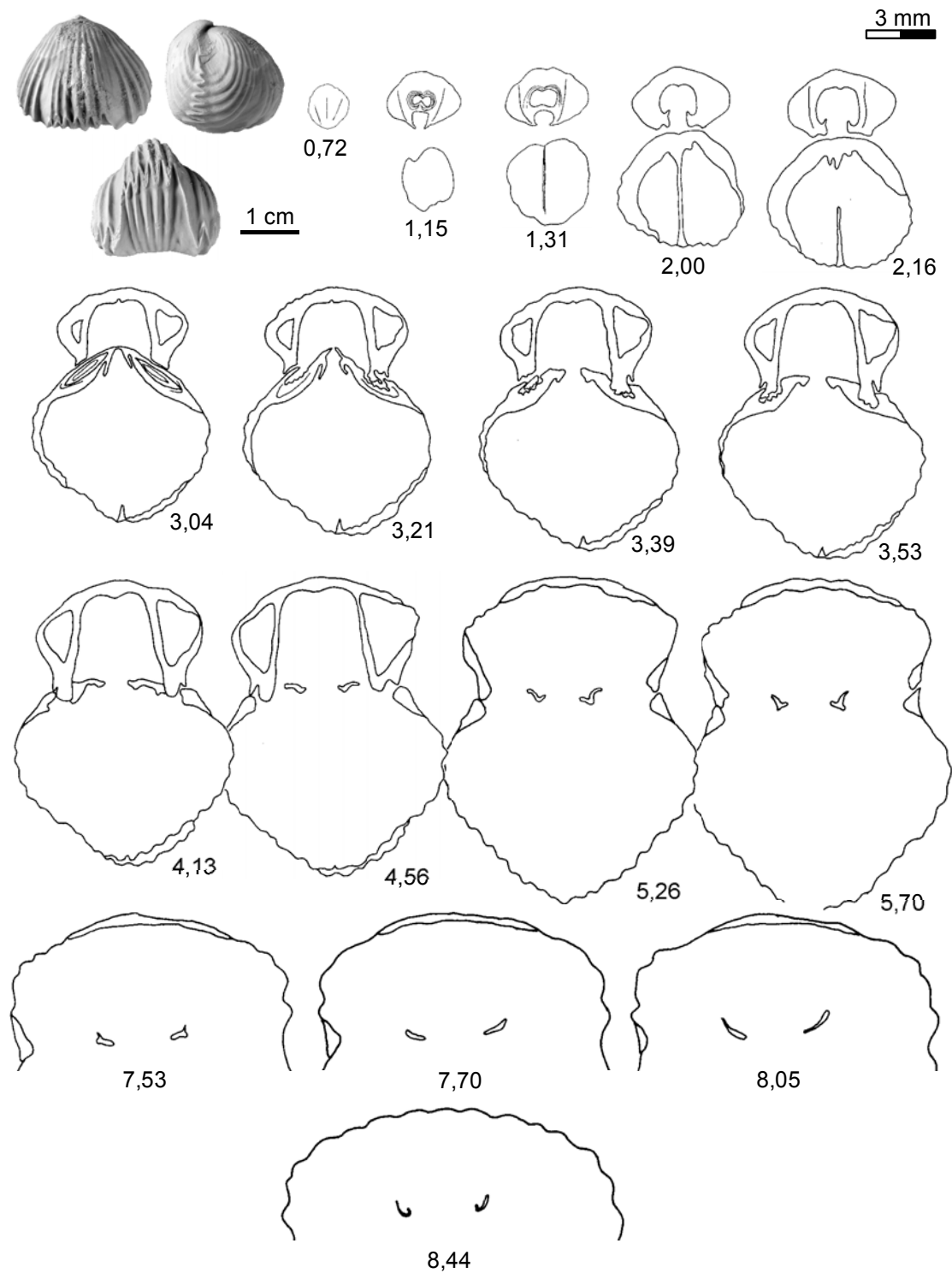


Figura 62. *Q. attenuata*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar TU-40/23 de la Zona Spinatum de la sección de Turmiel. Dimensiones principales (en mm): L=19,58, A=22,00, E=20,13.

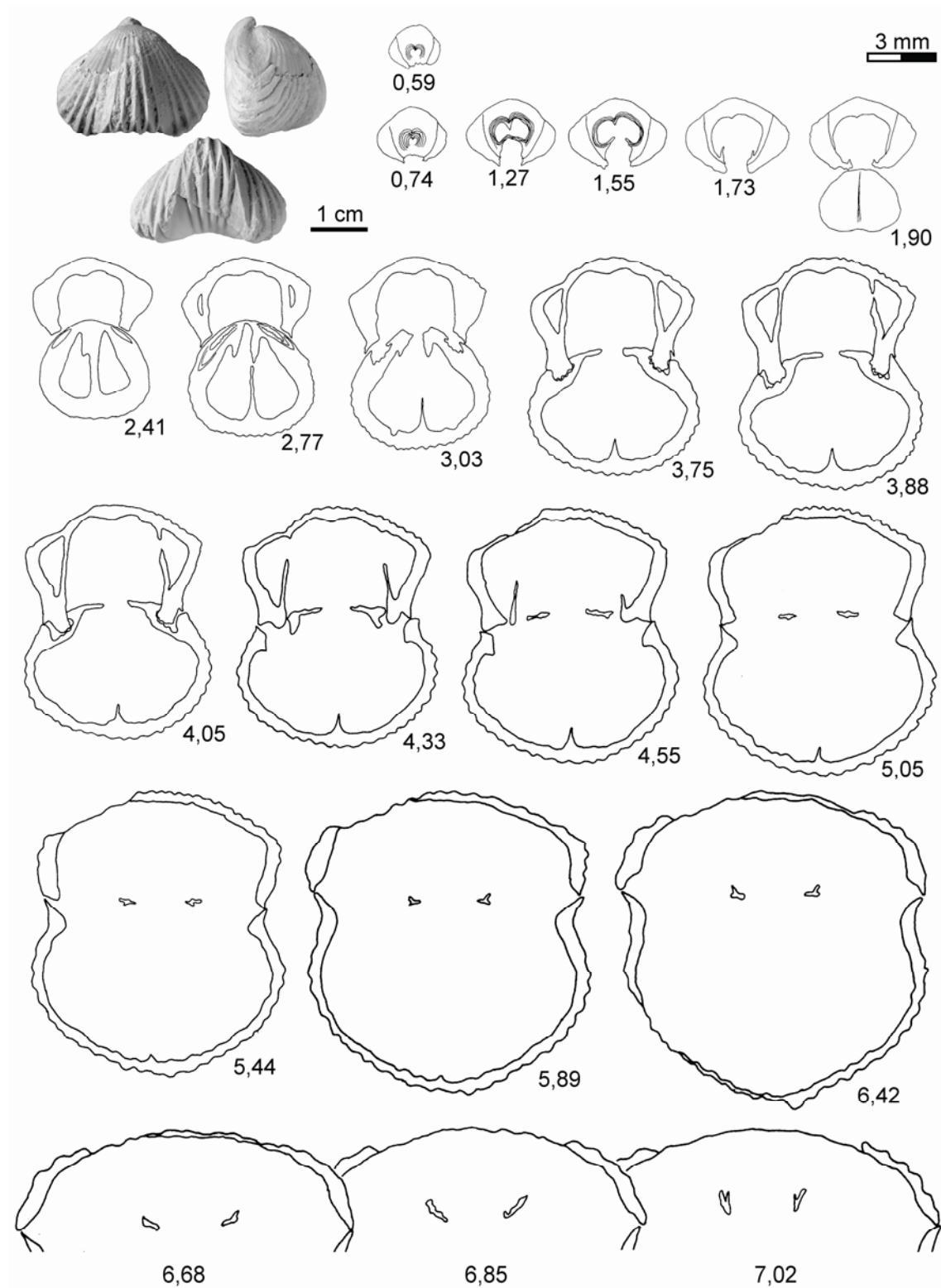


Figura 63. *Q. attenuata*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar OL-73/3 de la Zona Spinatum de la sección de La Ventosa del Ducado. Dimensiones principales (en mm): L=21,30, A=27,69, E=18,65.



En las figuras 64 y 65 se muestran fotografías realizadas a la lupa binocular de algunas de las secciones seriadas más significativas.

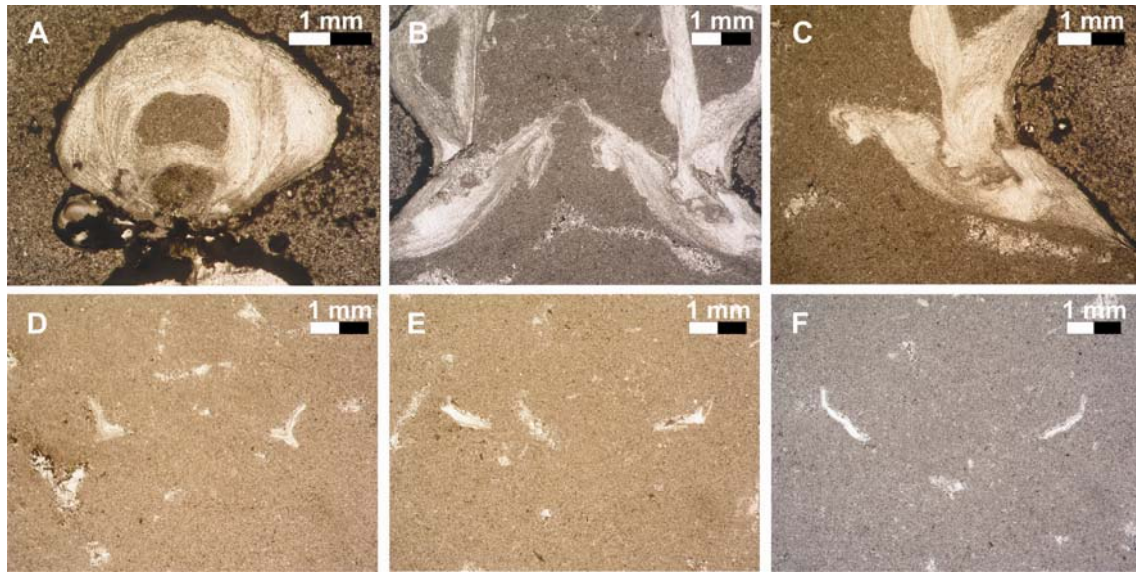


Figura 64. *Q. attenuata*. Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar TU-40/23 (Zona Spinatum). A) Collar peduncular grueso a 1,31 mm del umbo. La valva dorsal ya está presente en esta sección aunque no aparece reflejada en la fotografía; B) septalio a 3,21 mm del umbo; C) dientes crenulados, denticulos puntiagudos y placas cardinales a 3,53 mm del umbo; D), E) y F) aspecto de la crura en tres secciones a 5,70, 7,70 y 8,23 mm del umbo, respectivamente.

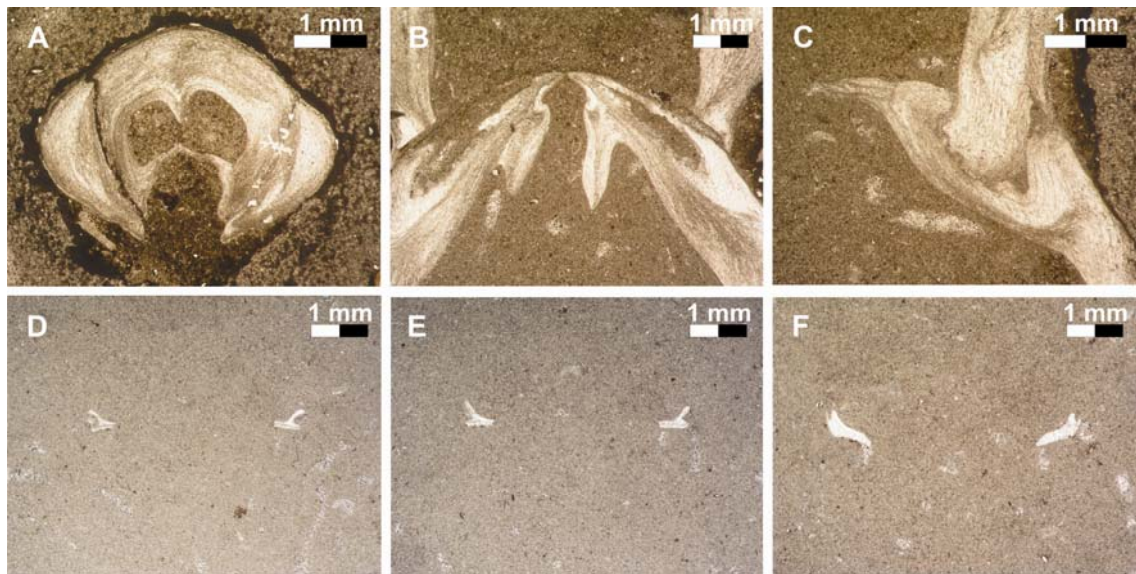


Figura 65. *Q. attenuata*. Fotografías de detalle de algunas secciones seriadas del ejemplar OL-73/3 (Zona Spinatum). A) Euseptodium ventral y collar peduncular delgado a 1,27 mm del umbo; B) septalio a 2,77 mm del umbo; C) dientes crenulados acompañados de denticulos afilados a 4,05 mm del umbo; D), E) y F) aspecto de la crura en tres secciones a 6,12, 6,42 y 6,85 mm del umbo, respectivamente.



### Variabilidad intraespecífica

En las secciones en las que se ha registrado la especie *Q. attenuata* sólo el nivel 40 de la sección de Turmiel contiene un número significativo de ejemplares que permiten el análisis numérico. Se trata de un nivel de calizas bioclásticas de unos 30 cm de espesor en el que los rinconélidos recogidos están bien conservados y no presentan evidencias de transporte. Esta población supone el 83% del material asignado a la especie en la Zona Spinatum de Turmiel (niveles TU-39 y TU-40). En los gráficos de dispersión realizados para la muestra TU-40 se observa la misma tendencia general que en los que incluyen a toda la especie en la sección de Turmiel (ver figura 59), por lo que no se ha considerado necesario incluirlos en este apartado. Asimismo, las figuras 62 y 64 recogen respectivamente los caracteres internos y las microfotografías de detalle del ejemplar TU-40/23. No obstante, de la observación del conjunto de los ejemplares podemos resaltar algunos aspectos que pueden ayudar a definir la variabilidad intraespecífica: perfil lateral, densidad de costulación, características de las costillas y morfología del pliegue. De este modo, el perfil lateral, que generalmente está definido por una valva dorsal muy abombada y otra ventral mucho más plana, en ocasiones muestra cierta biconvexidad; la densidad de costulación que, siendo baja, es mayor en los ejemplares de menor tamaño; la presencia de individuos con 1 o 2 costillas situadas en la base del pliegue que no se prolongan hasta el borde frontal; o la morfología del pliegue, que no siempre es estrecho y elevado, sino que en algunos ejemplares puede ser ancho y algo menos pronunciado.

### Discusión

En 1931 DUBAR publicó un trabajo sobre los braquiópodos del Lías de Cataluña. A instancias de J.R. BATALLER, revisó y clasificó la colección de éste, descubriendo formas nuevas que relacionó con especies ya definidas considerándoles variedades, ya que, según sus propias palabras, “*la multiplicación de los nombres de las especies... es el mayor obstáculo para el estudio de la repartición de las faunas*”. Por esta razón, *Q. attenuata* ha sido referida en numerosas ocasiones como “*Rh.*” *dumbletonensis* (DAVIDSON) in DUBAR, 1931 o “*Rh.*” *dumbletonensis* var. *attenuata* DUBAR, 1931. La mayoría de los autores posteriores que han trabajado sobre rinconélidos del Jurásico Inferior reconocen a *Q. attenuata* y a *T. dumbletonensis* como formas diferentes.

*Q. attenuata* presenta afinidades con *Q. quadrata*, pero se diferencia de ella por presentar menores valores de longitud (promedio de  $L=17,63$  mm en *Q. attenuata* frente a  $L=18,65$  mm en *Q. quadrata*) y mayores de anchura y espesor (promedios de  $A=21,33$  mm y  $E=17,17$  mm frente a  $A=20,59$  mm y  $E=15,61$  mm). Su pliegue es más elevado y estrecho, con  $H=13,74$  mm y  $F=12,36$  mm frente a  $H=11,57$  mm y  $F=12,64$  mm, siendo por consiguiente la relación  $H/F$  mayor para *Q. attenuata* que para *Q. quadrata* (1,10 frente a 0,92). Su densidad de costulación es algo menor, con valores

medios de 20 costillas en la valva dorsal frente a 23. El número de costillas en el pliegue es similar, siendo el promedio de 5,20 para *Q. attenuata*, con moda de 5, y de 5,89 para *Q. quadrata*, con moda de 6. El índice de redondez es menor en *Q. attenuata* (0,83 frente a 0,91), mientras que el índice de globosidad es mayor (0,96 frente a 0,84), por lo que el contorno en vista dorsal de las conchas de *Q. attenuata* está menos expandido lateralmente que en la otra especie del género que, sin embargo, es ciertamente mucho menos globosa que la primera.

El tipo incluido en los gráficos de dispersión de las variables L-A y L-E (figuras 59A y B) es algo menor, sobre todo en relación al espesor, que el material estudiado en este trabajo, pero encaja en la tendencia general de las nubes de puntos obtenidas. Hay que resaltar que las medidas del holotipo son aproximadas y pueden tener cierto margen de error, ya que se han tomado directamente de las figuraciones originales de DUBAR (1931).

Los ejemplares figurados por ALMÉRAS & MOULAN (1982), ALMÉRAS & ELMI (1984), ALMÉRAS *et al.* (1996), ALMÉRAS *et al.* (1997), ALMÉRAS & FAURÉ (2000) y ALMÉRAS *et al.* (2010) se ajustan perfectamente a la variabilidad observada para esta especie.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

*Q. attenuata* ha sido citada en Portugal, España, Francia y Pirineos franco-españoles.

Esta especie tiene una distribución temporal comprendida entre la parte final del Pliensbachense Superior y el Toarciense Inferior. En Francia se ha reconocido en las zonas Spinatum y Tenuicostatum (ALMÉRAS *et al.*, 1997).

En los Pirineos franco-españoles (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000) se registra en la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) y Zona Tenuicostatum (subzonas Paltus y Semicelatum del Toarciense basal).

En Argelia occidental se encuentra en la Zona Levisoni (Toarciense Inferior) y Zona Bifrons (Subzona Sublevisoni) del Toarciense Medio (ALMÉRAS *et al.*, 2007).

En el Macizo Armoricano (Francia), ALMÉRAS *et al.* (2010) la citan en la Zona Spinatum y en el Toarciense Inferior (Zona Tenuicostatum, subzonas Paltus y Semicelatum).

En España (Cordillera Ibérica), GOY *et al.* (1984) y SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la sitúan desde la base de la Zona Spinatum hasta la base de Serpentinus (con dudas). En los afloramientos de la cuenca asturiana ha sido citada en la Zona Spinatum (COMAS-RENGIFO & GOY, 2010).

En este trabajo, *Q. attenuata* se ha reconocido desde el final de la Zona Margaritatus hasta la Zona Spinatum de las ramas Aragonesa (secciones de Almonacid de la Cuba 2 y Sierra Palomera) y Castellana (secciones de Renales, Turmiel y La Ventosa del Ducado) de la Cordillera Ibérica, si bien es poco abundante en la Zona Margaritatus, habiéndose encontrado en esta posición estratigráfica sólo en Turmiel. Del mismo modo que ocurre con *Q. quadrata*, no se ha localizado en las secciones estudiadas del Sector Septentrional.

### **Subfamilia Gibbirhynchiinae MANCEÑO & OWEN, 2002**

#### **Género *Gibbirhynchia* BUCKMAN, 1918**

- 1914. *Gibbirhynchia* BUCKMAN, pág. 1 (*nomen nudum*).
- 1915. *Gibbirhynchia* BUCKMAN, pág. 76 (*nomen nudum*).
- 1918. *Gibbirhynchia* BUCKMAN, pág. 43.
- 1954. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 28.
- 1962. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 89.
- 1965b. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. H612.
- 1967a. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. AGER, pág. 163.
- 1967. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. ROUSSELLE & BISCH, págs. 779-780.
- 1969. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. SUČIĆ-PROTIĆ, pág. 43.
- 2002. *Gibbirhynchia* BUCKMAN. SAVAGE, MANCEÑO & OWEN, pág. 1354.

Especie tipo: *Gibbirhynchia gibbosa* BUCKMAN, 1918.

Diagnosis original (BUCKMAN, 1918, pág. 43)

*Hypothyrid, in obese forms mesothyrid (beak short, gibbosus, incurving, foramen circular, deltidial plates wide, disjunct); acutiplicate; dental plates strong, subdivergent to wedge-shaped; ventral muscle area bulbiform; dorsal septum massive posteriorly; dorsal muscle-scars forming an obtuse trapeziform figure. A smooth or nearly smooth norelle stage is often shown.*

Diagnosis original traducida (BUCKMAN, 1918, pág. 43)

*Hipotírido, mesotírido en las formas grandes (umbo corto, giboso, incurvado, foramen circular, placas deltidiales anchas, disjuntas); acutiplegados; láminas dentales fuertes, divergentes en forma de cuña; área muscular ventral bulbiforme; septo dorsal masivo posteriormente; las impresiones musculares dorsales forman una figura trapezoidal. A menudo con área posterior lisa.*

Diagnosis enmendada (AGER, 1962, pág. 89)

Rinconélidos pequeños y globosos, de contorno subtrigonal hasta casi circular, de equibiconvexos hasta casi planoconvexos en vista lateral. Uniplicación muy marcada

en la comisura anterior. Multicostulados, con umbo pequeño, normalmente incurvado. Foramen pequeño, circular, de hipotírido a mesotírido. Dos impresiones musculares profundas en la parte posterior de la valva peduncular. Denticulos bien desarrollados. Crura corta, de tipo radulifer. Las bases crurales no están bien diferenciadas. No existen fosetas accesorias.

Descripción (SAVAGE *et al.*, 2002, pág. 1354)

Pequeño, globoso, de equibiconvexo a dorsibiconvexo, con fuerte uniplicación rematada en forma de arco; multicostulado, de 11 a 38 costillas (de 3 a 9 en el bocel); umbo pequeño, incurvado, con dos impresiones musculares profundas y estrechas. Crura de tipo raduliforme, corta, de forma alargada.

Especies referidas al género (AGER, 1962; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000):

- *G. acuticostata* CLUTSON, 1979, pág. 136, lám. 5, figs. 1a-e, 4a-c.
- *G. ageri* ROUSSELLE & BISCH, 1967, págs. 777-780, lám. 29b, figs. 1-4.
- *G. amalthei* (QUENSTEDT, 1852), pág. 453, lám. 36, fig. 17.
- *G. batalleri* (DUBAR, 1931), pág. 25, lám. 1, fig. 12.
- *G. curviceps* (QUENSTEDT, 1858), pág. 138, lám. 17, figs. 13-15.
- *G. densicostata* (SUČIĆ-PROTIĆ, 1969), págs. 46-47, lám. 9, figs. 8-9; lám. 33, fig. 1; lám. 52, fig. 4.
- *G. dereki* n. sp. MANCENIDO, 1991, pág. 398, fig. 1.
- *G. dysonymus* SEEBACH, 1864, pág. 90.
- *G. gibbosa* BUCKMAN, 1918, pág. 43, lám. 13, fig. 7.
- *G. liasica* REYNÈS, 1868, pág. 101, lám. 4, fig. 5.
- *G. micra* AGER, 1954, pág. 38, lám. 1, fig. 4.
- *G. muirwoodae* AGER, 1954, pág. 40, lám. 1, fig. 5.
- *G. nerina* (d'ORBIGNY, 1850), pág. 239.
- *G. northamptonensis* (DAVIDSON, 1878), pág. 199, lám. 29, figs. 7-12.
- *G. orsinii* (GEMMELLARO, 1874), pág. 96, lám. 11, fig. 18.
- *G. thorncombiensis* (BUCKMAN, 1922), pág. 435.
- *G. tiltonensis* AGER, 1954, pág. 46, lám. 1, fig. 3.
- *G. tounatensis* ROUSSELLE & BISCH, 1967, pág. 781-782, lám. 29b, figs. 5-8.

Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño pequeño-medio, globosos, con contorno de subpentagonal a circular. La anchura es aproximadamente igual a la longitud y al espesor. Valvas fuertemente convexas, de manera que el perfil es generalmente biconvexo, aunque en algunas especies del género el perfil puede ser prácticamente planoconvexo. El pliegue frontal suele estar bien desarrollado y se manifiesta tardíamente en el crecimiento. Asimismo, se eleva muy poco (a veces nada) sobre el contorno general de las valvas. En muchas especies del género ni siquiera altera el contorno de las

valvas en vista frontal. Los flancos laterales del pliegue están poco o nada marcados. Destaca la presencia de costillas muy finas y numerosas de tipo *tetrahedra*, con un desarrollo uniforme tanto desde el plano de simetría hacia los flancos como a lo largo del desarrollo. El umbo puede ser desde erecto hasta fuertemente incurvado. El foramen es de submesotírido a hipotírido, generalmente pequeño.

#### Descripción: caracteres internos

Cavidad central rectangular y cavidades laterales ovaladas, con forma poco definida. Las láminas dentales suelen ser ligeramente divergentes hacia la parte anterior, y cóncavas, de manera que su tamaño es menor en la parte central y va aumentando progresivamente hacia la zona de articulación. Las placas deltidiales suelen ser disjuntas, a veces conjuntas, y se proyectan hacia la valva dorsal. En ocasiones se observa collar peduncular. Los dientes son rectos, fuertemente crenulados. Suelen observarse dentículos. Cuando se observa, el área de inserción de las impresiones musculares ventrales es muy profunda y aguda hacia su parte posterior y va ensanchándose progresivamente hacia delante. No se observa proceso cardinal. El septalio es muy estrecho, largo y profundo. El septo medio es muy largo y permanece como residual más allá de la zona de articulación. Las placas cardinales son delgadas, horizontales, y están muy bien separadas del borde interno de la foseta, que es grueso y recubre al diente hasta casi la base de las láminas dentales. Las fosetas son redondeadas y no se prolongan hacia la parte anterior. Suelen presentar fuertes crenulaciones. La crura es de tipo raduliforme, con bases crurales bien definidas y terminaciones variables.

#### Discusión

*Gibbirhynchia* es un género con afinidades morfológicas muy próximas a *Quadratrhyynchia* y, especialmente, a *Tetrarhynchia*. En este trabajo se han tenido en cuenta los criterios distintivos sugeridos por AGER (1956) y ROUSSELLE & BISCH (1967) para la diferenciación de los tres géneros. *Gibbirhynchia* se distingue de *Tetrarhynchia* por presentar conchas más globosas, con frecuencia esféricas, de contorno bastante redondeado, que suele estar expandido lateralmente en *Tetrarhynchia*, lo que provoca que la relación anchura/longitud sea mayor en este género. El pliegue frontal aparece más tarde en *Gibbirhynchia* y el seno ventral es poco profundo, con forma rectangular, mientras que en *Tetrarhynchia* el pliegue se desarrolla muy pronto en la ontogénesis y la valva ventral aparece deprimida por la presencia de un seno algo marcado. Asimismo, en *Gibbirhynchia* el pliegue se eleva mucho menos sobre el perfil general de la concha que en *Tetrarhynchia*. La costulación es de tipo *tetrahedra* en ambos géneros, con una densidad mayor en *Gibbirhynchia*, que también se observa en las costillas del pliegue dorsal. Umbo más grande y más incurvado en *Gibbirhynchia*, sobre todo en la especie *G. curviceps*. Placas deltidiales generalmente separadas en los dos géneros. Por lo que se refiere a los caracteres internos, no parecen ser

determinantes a la hora de separar ambos taxones. Según ALMÉRAS & FAURÉ (2000), la morfología interna característica del género se encuentra en *G. northamptonensis* (DAVIDSON, 1878) y *G. thorncombiensis* (BUCKMAN, 1927), especies que no hemos encontrado en las secciones estudiadas. Lo contrario ocurre con la especie tipo de *Gibbirhynchia*, *G. gibbosa*, que muestra caracteres internos típicos de *Tetrahynchia*, mientras que en *G. amalthei* se observan caracteres propios de ambos géneros (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). En las especies de *Gibbirhynchia* estudiadas en este trabajo tampoco se han encontrado diferencias cualitativas de peso en relación a los caracteres internos, por lo que reseñaremos las que han resultado más evidentes: cavidades laterales ovaladas y septalio estrecho y profundo en *Gibbirhynchia* y cavidades laterales triangulares y septalio ancho y corto en *Tetrahynchia*.

AGER (1954) y AGER *et al.* (1972) proponen un cuadro evolutivo para el género *Gibbirhynchia*, marcando su aparición en el Sinemuriense. En el Sinemuriense Superior y en el Pliensbachense Inferior de Hungría (VÖRÖS, 1983, 1993a, 2009) se ha reconocido *G. urkutica* (BÖCKH, 1874). También parece estar presente en Argentina con *G. dereki* (MANCEÑIDO, 1991) y *Gibbirhynchia* sp. (MANCEÑIDO & DAGYS, 1992). Se han propuesto dos fases evolutivas para las especies del género (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000): una primera etapa que corresponde a la expansión de *G. curviceps* en la Zona Jamesoni del Pliensbachense Inferior, y una segunda en el Pliensbachense Superior con la diferenciación de numerosas especies

De todas las formas referidas al género, en la Cordillera Ibérica se han citado hasta el momento *G. amalthei* (QUENSTEDT, 1852), *G. curviceps* (QUENSTEDT, 1852), *G. nerina* (d'ORBIGNY, 1850), *G. muirwoodae* AGER, 1954, *G. batalleri* (DUBAR, 1931) y *G. thorncombiensis* (BUCKMAN, 1922).

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Las especies de este género se han citado en Reino Unido, Escocia, Francia, Bélgica, Alemania, Portugal, España, Gibraltar, Suiza, Italia, Grecia, Eslovaquia, Hungría, Rumania, Bulgaria (?), Marruecos, Argelia, Anatolia, Israel, Irán, Argentina, Perú (?), Oeste de Estados Unidos (Nevada?), Canadá e Indonesia (?).

El rango estratigráfico de las especies del género *Gibbirhynchia* es Sinemuriense Superior - Toarciense Inferior, aunque la diversidad máxima se alcanza en las zonas Margaritatus y Spinatum del Pliensbachense Superior.

***Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852)**

Tablas 34-38; figuras 66-77; tablas XX-XXIX en Anexo II  
Lámina 9, figuras 1-15; Lámina 10, figuras 1-25; Lámina 11, figuras 1-3

1852. *Terebratula tetraedra* SOWERBY. QUENSTEDT, pág. 452, lám. 36, fig. 30.  
1856. *Terebratula curviceps* QUENSTEDT, pág. 138, lám. 17, figs. 13-15.  
1871. *Terebratula curviceps* QUENSTEDT. QUENSTEDT, pág. 57, lám. 37, fig. 118.  
1878. *Rhynchonella tetraedra* var. *curviceps* (QUENSTEDT). DAVIDSON, pág. 225.  
1881. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). HAAS, lám. 1, fig. 25; lám. 3, figs. 33, 35.  
1882. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). HAAS & PETRI, pág. 188, lám. 3, figs. 33, 35.  
1887. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). DI STEFANO, pág. 102, lám. 2, figs. 25-29.  
1891. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). DI STEFANO, pág. 184, lám. 2, fig. 2.  
1905. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). RAU, pág. 278, lám. 2, figs. 14-17.  
1907. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). DAL PIAZ, pág. 23, lám. 2, figs. 1-3.  
? 1910. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). VINASSA DE REGNY, págs. 180-190, lám. 7, fig. 19.  
1911. *Rhynchonella tetraedra* SOWERBY. FLAMAND, lám. 2, figs. 1a-d, 2a-d, 3a-d.  
1917. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). ROLLIER, pág. 88.  
1918. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). BUCKMAN, pág. 44.  
1919-26. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). DE BRUN & VEDEL, pág. 102, lám. 1, fig. 15.  
1928. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). MUIR-WOOD, pág. 246, fig. 2.  
non 1931. *Rhynchonella* cf. *curviceps* (QUENSTEDT). DUBAR, pág. 20, lám. 1, figs. 5a-c.  
? 1934. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). DE BRUN & MARCELIN, pág. 422.  
? 1948. *Rhynchonella curviceps* (QUENSTEDT). CHARLES, págs. 78-80, lám. 4, figs. 3, 3a.  
1962. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). AGER, pág. 96, fig. 57 y lám. 8, fig. 4.  
1964. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). RAILEANU & IORDAN, pág. 9, lám. 1, fig. 7.  
1967a. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). AGER, pág. 163.  
1969. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). REVERT, pág. 20, lám. 1, fig. 2.  
1969. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). SUČIĆ-PROTIĆ, pág. 43, lám. 9, figs. 1-3.  
1971. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). REVERT, págs. 203 y 210, fig. 2.  
1974a. *Gibbirhynchia* cf. *curviceps* (QUENSTEDT). GOY, pág. 779, lám. 108, figs. 1a-b.  
1979. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). CLUTSON, pág. 130, lám. 4, figs. 9-11.  
1983. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). MOUTERDE, DOMMERGUES & ROCHA, pág. 215, lám. 16, fig. 7.  
1984. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
1987. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
1990. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ALMÉRAS & FAURÉ, págs. 4, 6, 7.  
1993. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ALMÉRAS, AMEUR & ELMÍ, lám. 1, fig. 13.  
1997. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 171.  
2000. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ALMÉRAS & FAURÉ, lám. 15, figs. 1-20.  
2000. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). BENHAMOU, ELMÍ & ALMÉRAS, pág. 721.  
2003. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ELMÍ, ALMÉRAS, BENHAMOU, MAROKA & MEKAHLI, págs. 701-702, fig. 4 (12) y fig. 5 (3).  
2003. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). DULAI, pág. 130, lám. 6, figs. 14-16.  
2004. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). BAEZA-CARRATALÁ & TENT-MANCLÚS, pág. 215, fig. 4A-1.  
2004. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). FAURÉ, ESPURT & ALMÉRAS, pág. 66, lám. 1, figs. 1-2.  
2007. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ALMÉRAS, ELMÍ & FAURÉ, lám. 4, figs. 9-12.  
2008. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). BAEZA-CARRATALÁ, lám. 7, figs. 1-4.  
2008. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). COMAS-RENGIFO, GOY, RODRIGO & URETA, pág. 261.  
2010. *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT). ALMÉRAS, BÉCAUD & COUGNON, lám. 3, figs. 1-2; lám. 5, fig. 5.

Diagnosis

*Gibbirhynchia* de tamaño pequeño a medio. Formas muy globosas, biconvexas e inequivalvas. La comisura frontal está fuertemente uniplegada. El pliegue dorsal, en ocasiones casi imperceptible, se eleva poco sobre el contorno general de la valva dorsal, apreciándose en el área posterior de la citada valva una marcada globosidad. Umbo pequeño y fuertemente incurvado. Alrededor de 21 costillas sobre la valva dorsal y un promedio de 3 sobre el pliegue. Presencia de collar peduncular, en ocasiones bastante grueso. Láminas dentales marcadas y cortas. Dientes fuertemente crenulados. Septalio estrecho y relativamente profundo.

Ejemplar tipo

Los tres ejemplares figurados originalmente por QUENSTEDT en 1856 bajo el nombre de *G. curviceps* proceden del Lías  $\gamma$ =Pliensbachiense Inferior (aunque el autor también menciona que se han encontrado en el Lías  $\beta$ =Sinemuriense) de Riederich (Württemberg, Alemania) y están depositados en Tübingen. Sin embargo, sólo ha podido identificarse con certeza el ejemplar figurado años más tarde por QUENSTEDT (1871) en su *Petrefaktenkunde Deutschlands* (lám. XXXVII, fig. 118). Por esta razón este es el ejemplar que AGER (1962) designa como lectotipo, figurándolo en su revisión de los rinconélidos del Lías británico (fig. del texto 57, 1a-c). Al no tener seguridad acerca del origen de los otros dos ejemplares conservados en Tübingen, supuestamente pertenecientes a las figuraciones originales de QUENSTEDT, decide refigurarlos (fig. del texto 57, 2a-c, 3a-c) y asignarles la condición de sintipos. Por lo que se refiere a la edad, AGER (1962) subraya que esta especie sólo se conoce con seguridad en la Zona Jamesoni.

Material estudiado

Se han identificado 928 ejemplares (realizándose medidas sobre cerca del 70%) recogidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	197	112
Préjano (PR)	Sector Septentrional	323	259
Talveila (TV)	Sector Septentrional	48	20
Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	5	2
Almonacid de la Cuba 1 (1CU)	Rama Aragonesa	321	252
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	34	3

Dimensiones

Los ejemplares de *G. curviceps* procedentes de las secciones de La Ventosa del Ducado y de Sierra Palomera son tan escasos que no resultan significativos para el estudio estadístico, por lo que no se han tenido en cuenta en el citado análisis. Los datos de Talveila pretenden ofrecer una estimación de los valores medios de las



variables, pero no se han considerado en los gráficos de dispersión a fin de homogeneizar la comparación entre lotes con la misma posición estratigráfica.

Las tablas 34-37 muestran los valores medios de las variables consideradas y los valores de la desviación estándar (tabla 38) calculados para el total de los ejemplares de esta especie identificados en las secciones de Castrovido, Préjano, Talveila y Almonacid de la Cuba 1, respectivamente.

A	LD	L	E	ED	EV
14,14 (8,64 - 19,54)	12,48 (7,78 - 16,56)	13,62 (8,41 - 17,51)	12,38 (7,24 - 17,11)	9,08 (4,86 - 13,37)	3,27 (1,21 - 5,04)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,63 (4,82 - 11,19)	8,65 (4,25 - 14,21)	21 (14 - 30); 20	3 (2 - 6); 3	0,96 (0,81 - 1,28)	0,92 (0,73 - 1,10)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,53 - 0,91)	0,27 (0,09 - 0,47)	1,04 (0,78 - 1,23)	1,14 (0,75 - 1,79)	0,63 (0,41 - 0,92)	0,54 (0,38 - 0,67)

Tabla 34. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=106) de *G. curviceps* de la Zona Jamesoni en la sección de Castrovido.

A	LD	L	E	ED	EV
11,11 (7,82 - 17,46)	10,24 (8,01 - 15,16)	11,33 (5,18 - 16,65)	9,80 (6,10 - 14,99)	6,52 (2,57 - 13,16)	3,28 (1,17 - 5,71)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,26 (3,81 - 12,33)	7,75 (2,86 - 14,08)	21 (14 - 30); 20	4 (2 - 6); 4	1,02 (0,78 - 1,35)	0,86 (0,56 - 1,11)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,66 (0,42 - 0,88)	0,34 (0,12 - 0,58)	0,98 (0,74 - 1,28)	1,26 (0,48 - 2,32)	0,68 (0,27 - 1,04)	0,56 (0,39 - 0,84)

Tabla 35. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=259) de *G. curviceps* de la Zona Jamesoni en la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
17,73 (13,1 - 24,35)	15,0 (10,96 - 19,32)	16,09 (12,2 - 20,17)	15,15 (11,1 - 19,97)	10,93 (7,51 - 15,25)	4,22 (2,93 - 5,62)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,38 (5,53 - 12,01)	9,87 (7,27 - 12,96)	21 (16 - 26); 20	3 (2 - 4); 2	0,91 (0,78 - 1,02)	0,94 (0,84 - 1,04)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,72 (0,63 - 0,82)	0,28 (0,18 - 0,37)	1,10 (0,98 - 1,29)	1,21 (0,86 - 1,60)	0,62 (0,47 - 0,78)	0,48 (0,37 - 0,68)

Tabla 36. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=20) de *G. curviceps* del Pliensbachense Inferior en la sección de Talveila.

A	LD	L	E	ED	EV
12,91 (7,82 - 19,11)	11,71 (7,08 - 17,48)	13,01 (7,60 - 19,69)	11,00 (6,27 - 19,12)	8,10 (3,58 - 14,15)	2,96 (1,00 - 7,99)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,22 (1,85 - 13,42)	8,19 (4,01 - 15,88)	20 (12 - 32); 20	3 (3 - 5); 3	1,01 (0,56 - 1,43)	0,85 (0,65 - 1,41)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,54 - 0,90)	0,27 (0,10 - 0,71)	1,00 (0,70 - 1,77)	1,16 (0,74 - 4,33)	0,63 (0,42 - 1,18)	0,56 (0,12 - 0,77)

Tabla 37. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=251) de *G. curviceps* de la Zona Jamesoni en la sección de Almonacid de la Cuba 1.

CASTROVIDO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,11	1,69	1,67	1,97	1,97	0,80	1,39	2,07	2,89	0,83
PRÉJANO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,54	1,12	1,23	1,46	1,53	0,75	1,27	1,62	3,19	0,85
TALVEILA									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
3,45	2,31	2,38	2,55	2,29	0,75	1,84	1,72	3,06	0,66
ALMONACID DE LA CUBA 1									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,13	1,92	2,13	1,92	1,77	0,84	1,68	1,89	3,65	0,70

Tabla 38. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *G. curviceps* en las secciones estudiadas.

Descripción: caracteres externos

Conchas en general de tamaño mediano, con valores medios de la longitud en torno a los 11,00-13,00 mm, destacando un máximo en la sección de Talveila, donde se ha identificado un ejemplar con una longitud de 20,17 mm. La anchura es, en promedio, mayor que la longitud y que el espesor (figuras 66A y B) y el eje de anchura máxima se sitúa aproximadamente en el punto medio de la longitud. Los valores medios de espesor de la valva dorsal son siempre mayores que los de la ventral, en ocasiones hasta más del doble. El contorno es pentagonal y la forma general de la concha muy globosa, subesférica, siendo la valva dorsal mucho más convexa que la peduncular. De hecho, esta fuerte convexidad está mucho más acentuada en la parte próxima al umbo de la valva dorsal, lo que confiere a las conchas un aspecto *giboso* característico de la especie. Asimismo, la valva ventral se recurva fuertemente en la región posterior, disminuyendo la convexidad de manera paulatina hacia la zona de la comisura para definir el seno frontal.

De los índices de forma obtenidos a partir de los ejemplares mensurados se obtienen valores de redondez superiores a 0,90 en todos los casos, con máximos de 1,01 y 1,02 para Almonacid de la Cuba 1 y Préjano, respectivamente. En relación a la globosidad, los valores son iguales o mayores a 0,85, con máximos de 0,92 (Castrovido). Teniendo en cuenta estos datos la tendencia general de las conchas es a presentar un contorno ovalado lateralmente y un perfil lateral de globoso a subesférico.

La comisura frontal está fuertemente uniplegada, apreciándose un pliegue suave poco marcado sobre el contorno general de la valva dorsal. Los valores de la anchura (F) y la altura del pliegue (H) son muy próximos, siendo siempre la altura ligeramente superior (figura 66C). La elevación del pliegue se acentúa a medida que aumenta el espesor de las conchas. Los ejemplares con mayor altura del pliegue proceden de Talveila, donde también se han detectado los mayores valores de espesor. Sin embargo, si atendemos a la relación entre la altura del pliegue y la longitud total (H/L), son las formas de Préjano las que presentan un pliegue más alto. La anchura del pliegue no parece guardar relación con la anchura total, dado que los valores del cociente F/A son más altos en los ejemplares de Préjano y Almonacid de la Cuba 1, cuyos promedios de anchura son los más bajos en el conjunto de la especie. En las formas juveniles el pliegue es mucho más tendido, habiéndose encontrado en las secciones de Préjano y Almonacid de la Cuba 1 algunos ejemplares de tamaño entre 5 y 7 mm con comisura frontal rectimarginada. El seno ventral es poco profundo y, al igual que el pliegue, aparece tardíamente en el crecimiento. Comisura lateral en zigzag con *squama glotta* muy marcada.

La costulación es densa, con un promedio de 20-21 costillas en la valva dorsal y valores mínimos y máximos de 12 y 32, respectivamente (figura 66D). En el pliegue se

han encontrado entre 3 y 6, con una media de 3. Se trata de costillas agudas de tipo *tetrahedra* que recubren uniformemente toda la superficie de la concha, debilitándose su trazado hacia la parte posterior. Los ejemplares más frecuentes son los que presentan entre 3 y 4 costillas en el pliegue y aproximadamente 20 en la valva dorsal.

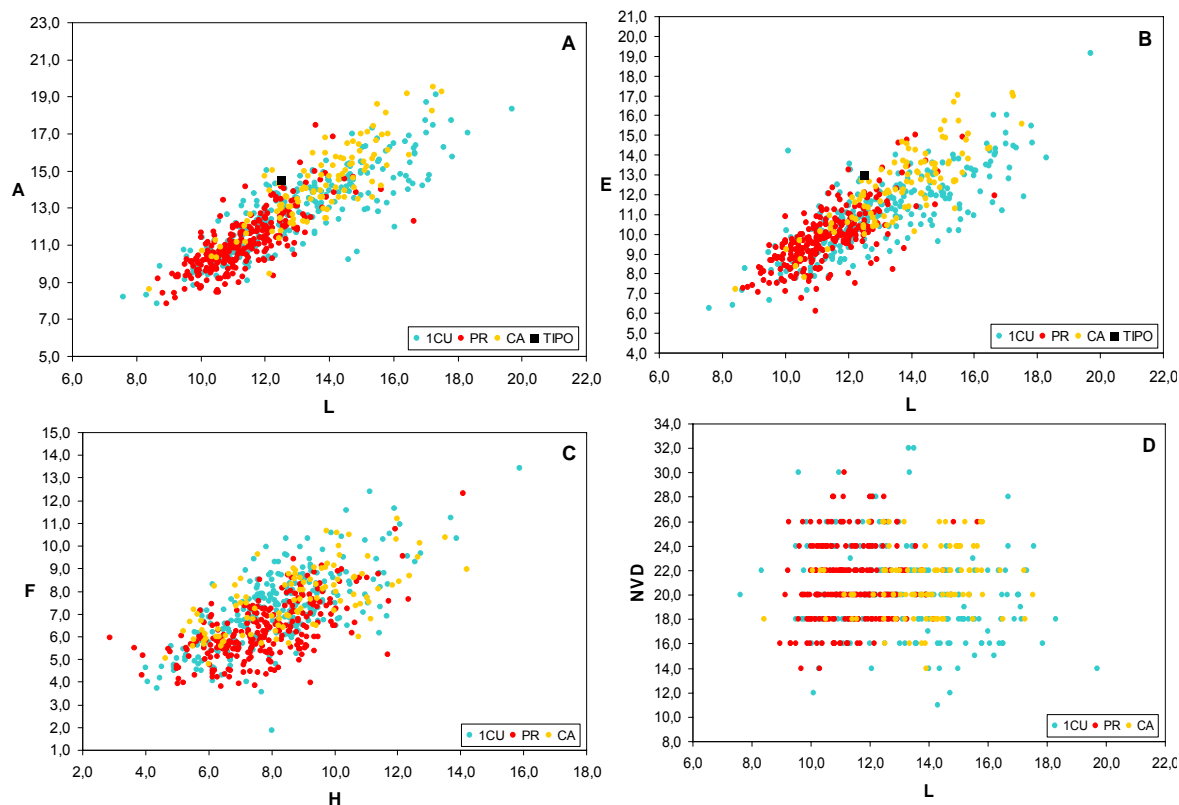


Figura 66. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *G. curviceps* estudiados en la Zona Jamesoni de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. 1CU: N=251; PR: N=259; CA: N=106. En negro: dimensiones del lectotipo<sup>5</sup>.

El nates es muy globoso y recurvado, sobre todo en los ejemplares de mayor tamaño. Foramen pequeño, submesotírido, que no se observa en los ejemplares con mayor grado de recurvamiento del umbo.

Con objeto de ilustrar la variabilidad de la especie en la figura 67 se presentan dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de *G. curviceps*.

<sup>5</sup> Los valores de longitud, anchura y espesor del lectotipo designado por AGER (1962) se han obtenido por medición directa de la figura original, en la que se indica que las dimensiones están *aproximadamente* x2. Es posible que esta imprecisión sea la causa de que el tipo ocupe una posición algo marginal en los gráficos de dispersión.

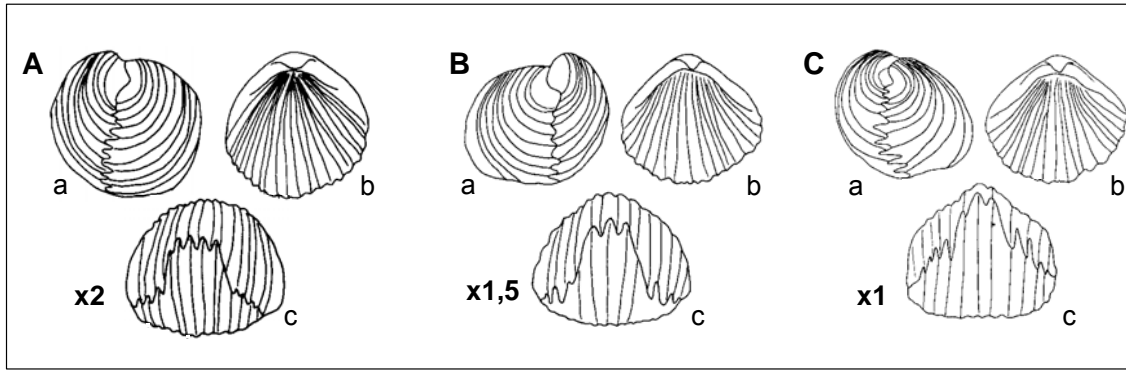


Figura 67. Dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de *G. curviceps*. A) PR-22/102 (Zona Jamesoni), con L=10,40 mm, A=10,59 mm y E=9,81 mm; B) 1CU-109/2 (Zona Jamesoni), con L=12,35 mm, A=13,77 mm y E=12,63 mm; C) TV-29.43/15 (Pliensbachiense Inferior), con L=18,15 mm, A=20,12 mm y E=18,94 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas lateral, dorsal y frontal, respectivamente.

### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de cinco ejemplares (PR-18/27, PR-22/125, CA-215/186, 1CU-65/3 y 1CU-105T/27), eligiéndose los cuatro más representativos para ilustrar la morfología interna de la especie: PR-18/27 (figura 68), 1CU-65/3 (figura 69), 1CU-105T/27 (figura 70) y CA-215/186 (figura 71).

Cavidad umbonal ventral cuadrangular, definida por láminas dentales subparalelas de espesor fino a medio que en su parte central muestran una ligera divergencia hacia la región ventral. Por lo que se refiere a las cavidades laterales, su aspecto es en general ovalado, apreciándose cierta tendencia hacia la morfología triangular. En algunos ejemplares (1CU-65/3, figura 69) se observa un collar peduncular.

En la zona de articulación, los dientes son crenulados y ligeramente convergentes hacia la valva dorsal, y se insertan en fosetas cuya base se inclina hacia el exterior de la concha. El borde interno de las fosetas se adapta muy bien a la cara interna del diente y se extiende hasta alcanzar prácticamente la base de las láminas dentales. Los dentículos son pronunciados y agudos, con fosetas accesorias débilmente desarrolladas y generalmente lisas.

El septalio es estrecho, alargado y profundo, con placas septaliales que definen un ángulo agudo. El septo medio es robusto y de longitud variable, como puede apreciarse si se comparan las secciones seriadas de las figuras 70 y 71, donde ya no es visible a partir de la zona de articulación, con la figura 70, donde persiste hasta las secciones finales. Las placas cardinales son estrechas y alargadas, y muestran en ocasiones una ligera elevación en el borde interno de las fosetas. En algunos ejemplares son horizontales (figuras 69 y 71) y en otros están ligeramente inclinadas hacia la valva dorsal (figuras 70 y 72).

Las bases crurales se observan con nitidez: son triangulares y se dirigen hacia el interior de la valva dorsal. La crura es larga y de tipo raduliforme, con láminas aplastadas en sentido dorsoventral que se proyectan muy poco hacia el interior de la valva peduncular. Las terminaciones son irregulares, aunque con frecuencia tienen forma triangular, con las bases orientadas hacia la valva dorsal.

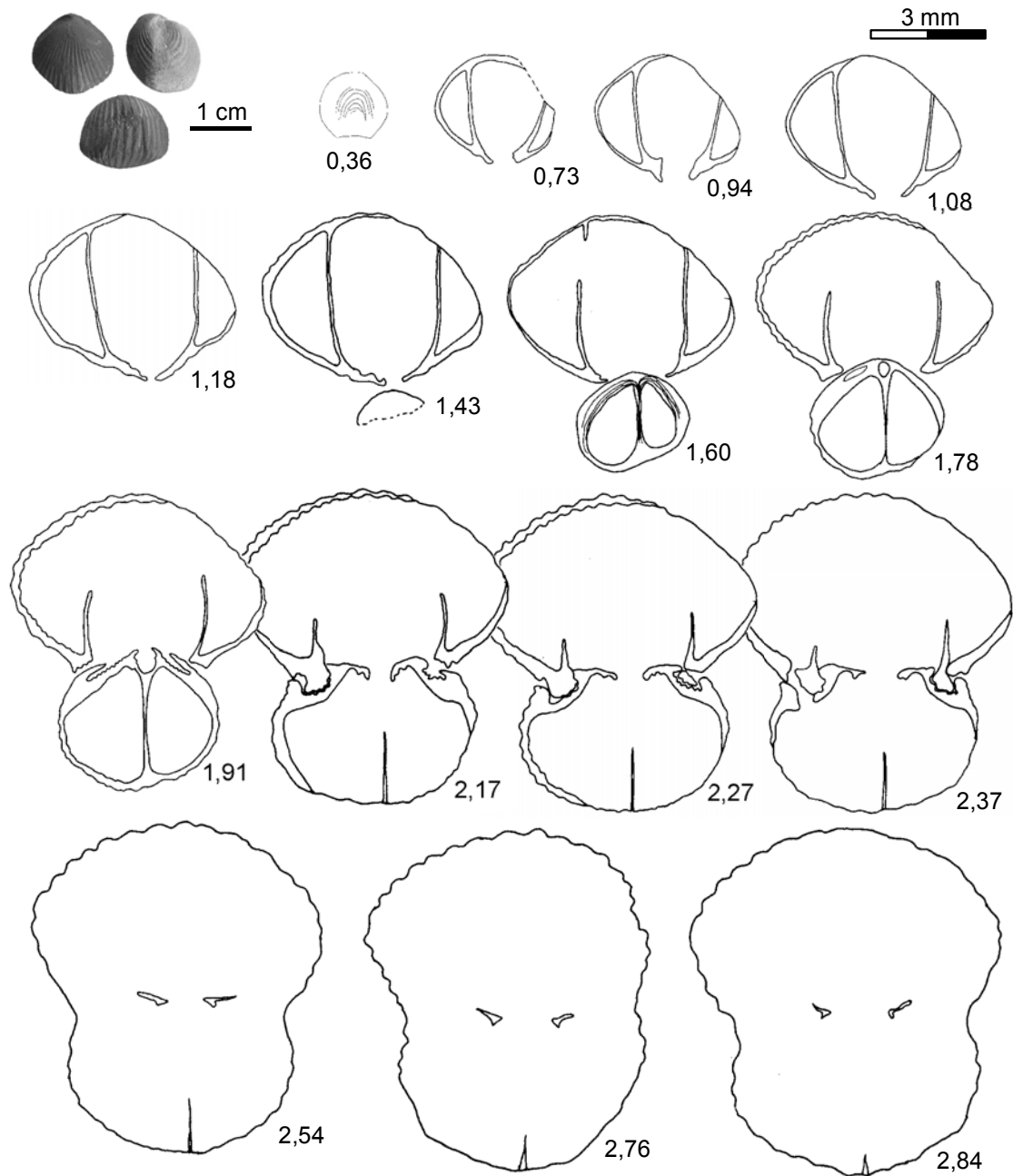


Figura 68. *G. curviceps*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-18/27 de la Zona Jamesoni de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,92, A=13,43, E=11,85.

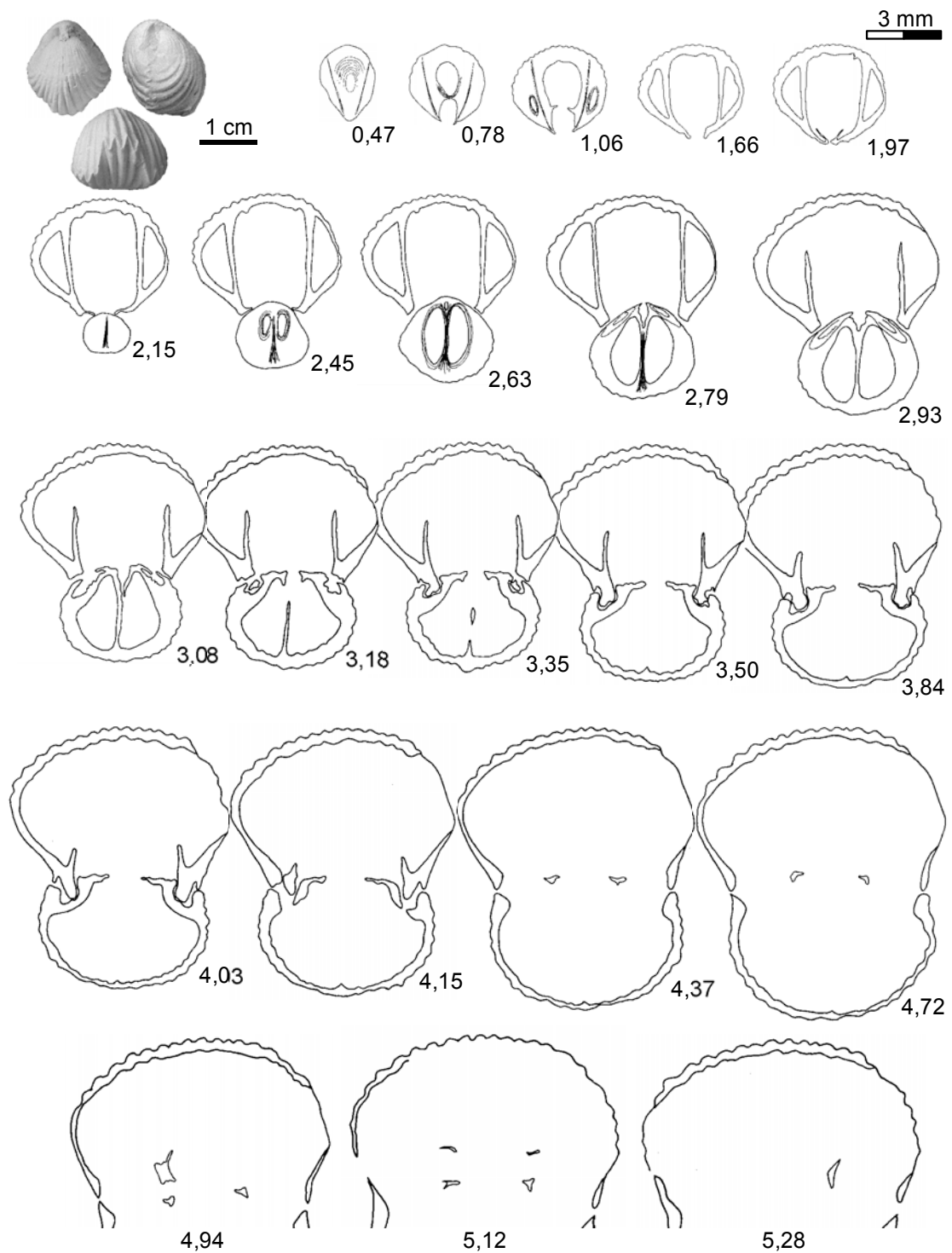


Figura 69. *G. curviceps*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-65/3 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=16,66, A=15,95, E=14,03.

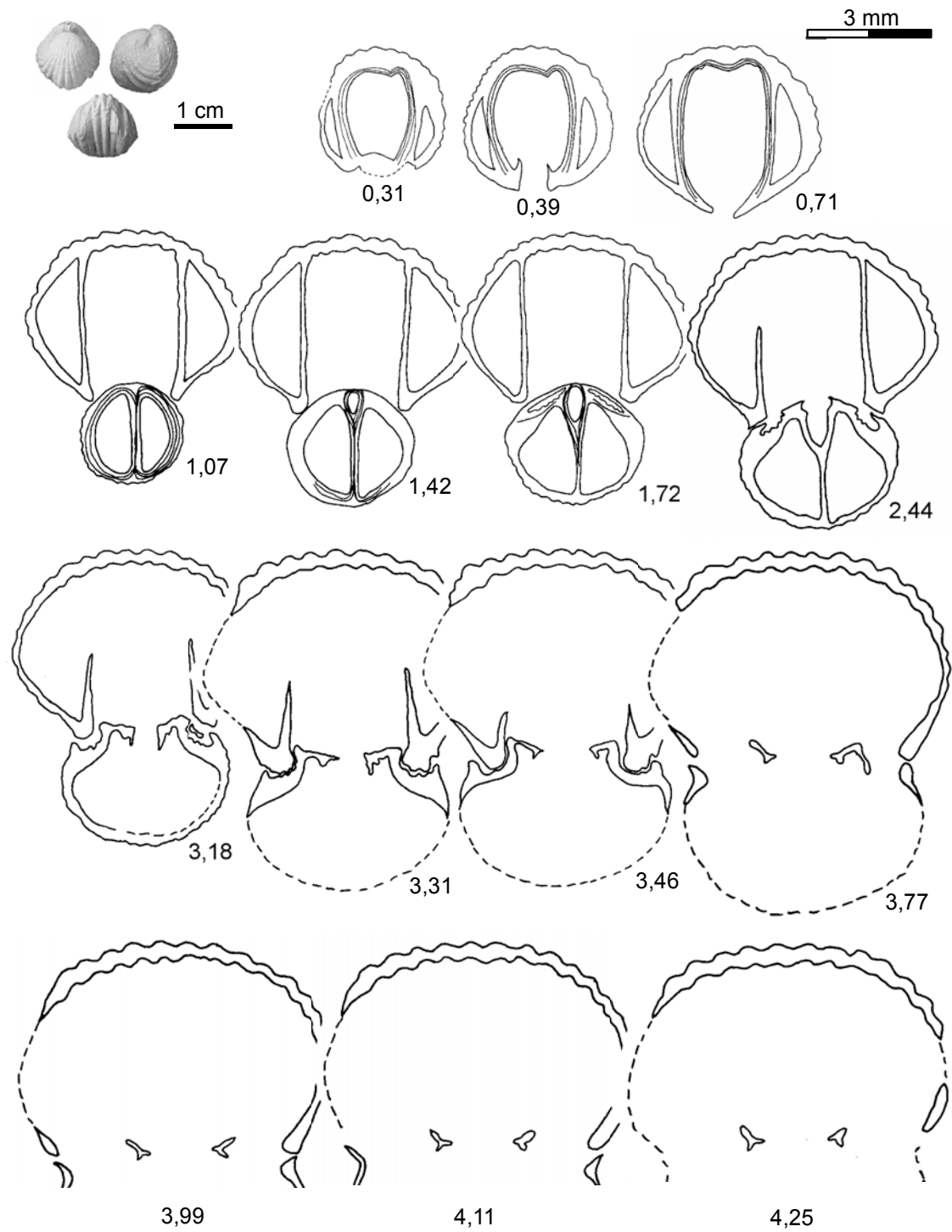


Figura 70. *G. curviceps*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-105T/27 de la Zona Jamesoni de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=11,94, A=12,35, E=11,08.

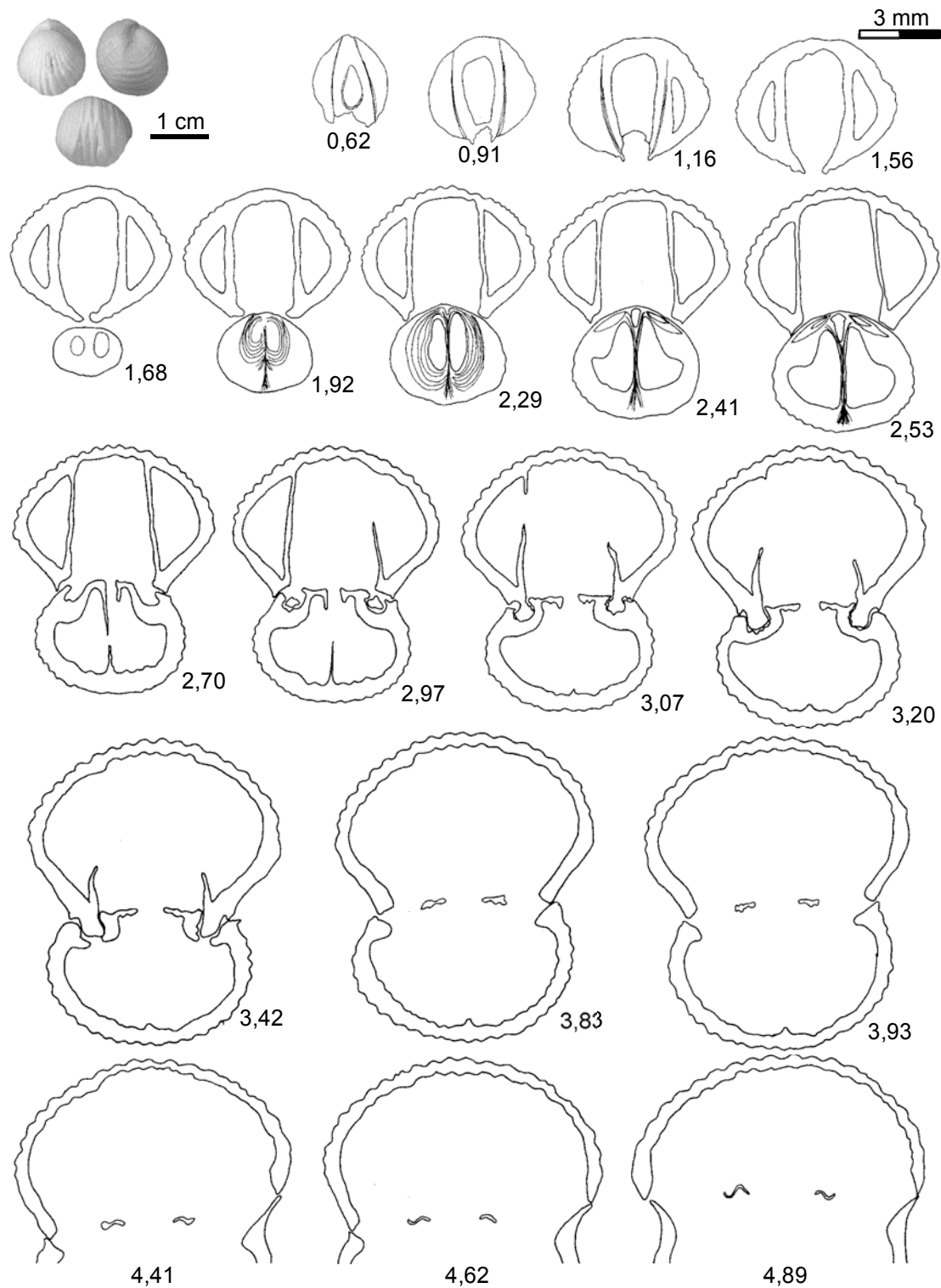


Figura 71. *G. curviceps*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-215/186 de la Zona Jamesoni de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=13,19, A=12,29, E=12,07.



Las figuras 72 y 73 muestran microfotografías de algunas secciones seriadas de los ejemplares CA-215/186 y 1CU-105T/27, respectivamente.

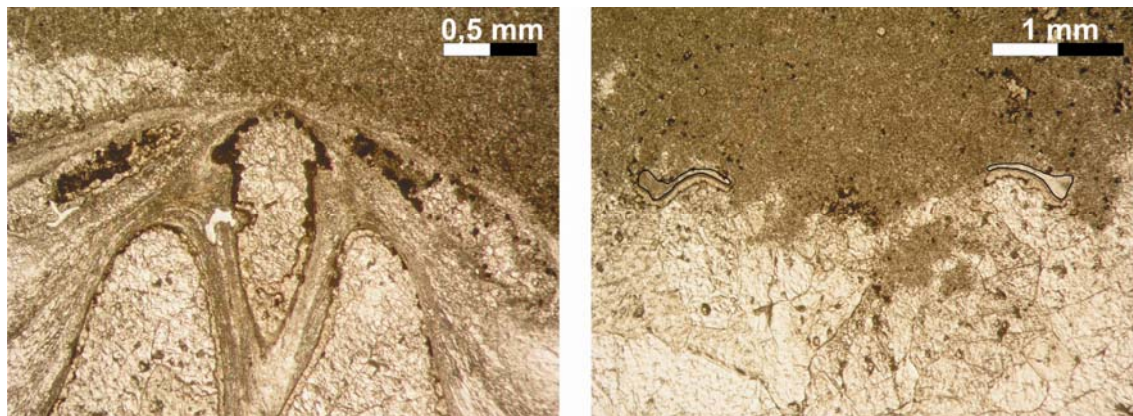


Figura 72. *G. curviceps*. Fotografías de detalle del ejemplar CA-215/186 (Zona Jamesoni). Izquierda: septalio estrecho, alargado y profundo a 2,53 mm del umbo. Derecha: crura a 4,72 mm del umbo.

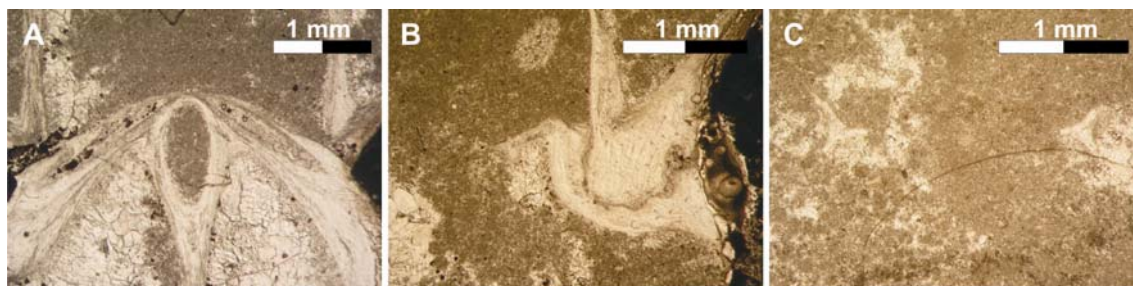


Figura 73. *G. curviceps*. Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-105T/27 (Zona Jamesoni). A) Septalio ovalado y profundo a 1,72 mm del umbo; B) inserción del diente crenulado y aspecto del borde interno de la foseta, que alcanza hasta la base de las láminas dentales (a 3,46 mm); C) crura triangular con la base orientada hacia la valva dorsal (a 4,24 mm).

#### Variabilidad intraespecífica

En las tablas dimensionales incluidas en el Anexo II (tablas XX-XXIX) puede verse que en Almonacid de la Cuba 1 se han encontrado tres niveles con  $N \geq 25$  (niveles 63, 105 y 108), uno en Castrovido (nivel 215) y tres en Préjano (niveles 18, 22 y 26).

Los tres niveles margosos de Préjano en los que se ha identificado esta especie son los mismos en los que aparece *T. dunrobinensis* y presentan por tanto las mismas características de concentración de ejemplares y grado de autoctonía. Las poblaciones de *G. curviceps* de esta sección muestran una homogeneidad interna grande. La variabilidad observada en el material estudiado se reduce a la densidad de costulación, al grado de agudeza de las costillas o a la presencia de un pliegue dorsal más o menos acusado. En los siguientes gráficos se muestran las variaciones en anchura (figura 74A), espesor (figura 74B) y altura del pliegue (figura 74C) de los ejemplares de esta especie recogidos en tres niveles de la sección de Préjano, así como la relación entre los índices de redondez y globosidad (figura 74D). En general,

se observa una tendencia al aumento de la anchura de las conchas a medida que se produce el desarrollo, lo que no se cumple con el espesor, ya que no siempre las formas de mayor tamaño tienen espesores mayores. Esta alometría de la relación L/E es típica de los rinconélidos y se aprecia que, normalmente, el aumento del espesor lleva aparejado un mayor recurvamiento del nates o la existencia de unas costillas más agudas. Algo similar ocurre con la altura del pliegue dorsal: no necesariamente las formas de mayor tamaño tienden a desarrollar un pliegue más alto.

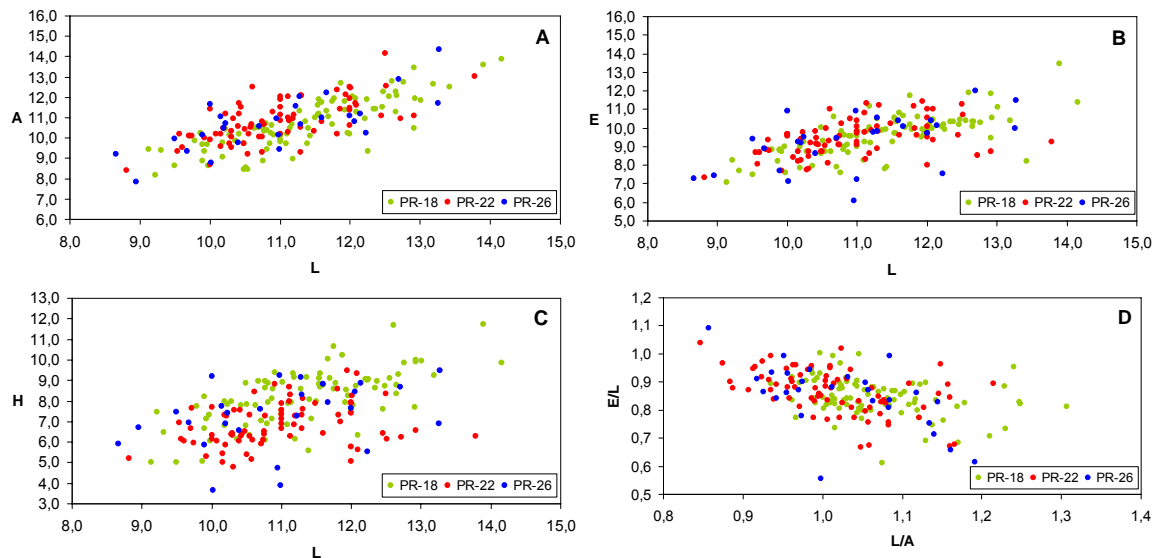


Figura 74. Poblaciones de *G. curviceps* correspondientes a los niveles PR-18 (N=88), PR-22 (N=75) y PR-26 (N=27) de la sección de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Taylori). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad.

En relación a los índices de redondez y globosidad, se puede observar que los valores del perfil lateral son superiores a 0,6 en los ejemplares de las tres poblaciones, con la excepción de un individuo del nivel PR-26 (figura 74D). Esto indicaría una cierta homogeneidad de las conchas hacia formas globosas (entre 0,6 y 0,9) o subesféricas (valores superiores a 0,9 representados por ejemplares de las tres poblaciones consideradas). La redondez es un carácter algo más variable para algunos individuos del nivel 18 (valores por encima de 1,2), dato esperable por tratarse de la población de esta sección con ejemplares de mayor promedio de longitud.

El número de costillas en el pliegue se mantiene constante en las tres poblaciones, con una media de 4 que además coincide con la moda. Sin embargo, la costulación de la valva dorsal ofrece mayor variabilidad, con promedios y modas diversos para cada una de las poblaciones. Así, en los ejemplares del nivel 18, que son los que alcanzan el mayor tamaño relativo, el promedio es de 21 costillas, mientras que en los del 22 es de 23 y en los del nivel 26, de 18. La variabilidad en el número de costillas probablemente esté relacionada con la densidad de costulación, de tal modo que en

ocasiones se observan individuos de tamaño pequeño con un elevado número de costillas (figura 75E), lo que responde a que se presentan más apretadas.

En relación a la morfología del pliegue dorsal (figura 75F) las tres poblaciones consideradas muestran distintas tendencias, desde formas con un pliegue muy elevado y bastante estrecho, presentes en el nivel 18, hasta formas de pliegue muy tendido y relativamente ancho, más frecuentes en los ejemplares del nivel 22.

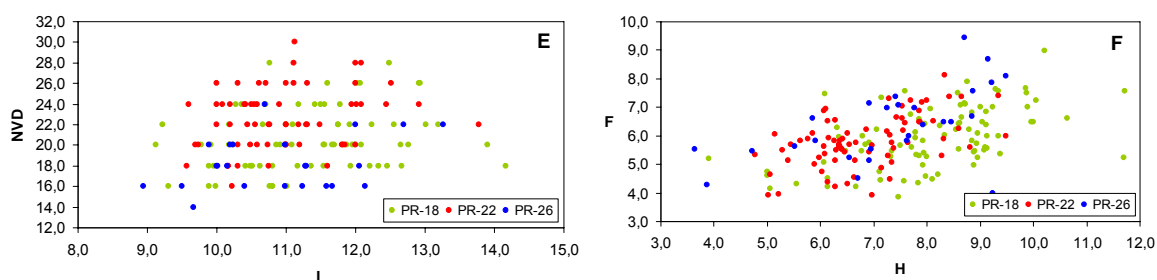


Figura 75. Gráficos de dispersión para las poblaciones de *G. curviceps* de Préjano (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni); E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva braquial; F) relación entre la altura del pliegue y su anchura medida entre los flancos.

Las poblaciones de *G. curviceps* procedentes de Almonacid de la Cuba 1 aparecen en los niveles 63 y 108 asociadas a *T. dunrobinensis*. En general, estos niveles contienen individuos de mayor tamaño que los encontrados en Préjano. Lo mismo ocurre con la anchura y el espesor (figuras 76A y B). Asimismo, es en esta sección donde se detectan ejemplares con mayores rangos en los valores de L, A y E. Se observa que los ejemplares del nivel 63 alcanzan los máximos valores de longitud, seguidos por los de los niveles 108 y 105, respectivamente. El mayor número de ejemplares se concentra entre los 11 y los 15 mm de longitud, los 11 y los 15 mm de anchura y entre 10 a 14 de espesor, lo que concuerda con los valores medios obtenidos para estas variables. Como tendencia general, la altura del pliegue aumenta a medida que se desarrolla el crecimiento, encontrándose por esta razón en el nivel 63 los ejemplares con el pliegue más desarrollado (figura 76C). Por lo que respecta a los índices que definen el contorno de la concha en vista dorsal, así como el perfil lateral, se observa que prácticamente toda la población del nivel 63 está constituida por ejemplares de concha globosa ( $E/L$  entre 0,6 y 0,9), mientras que las otras dos poblaciones contienen ejemplares tanto globosos como subesféricos ( $E/L > 0,9$ ), con predominio de los segundos (figura 76D).

El índice de redondez agrupa a un máximo número de individuos en torno a valores comprendidos entre 0,9 y 1,1. En las tres poblaciones obtenemos promedios de este índice muy próximos o algo superiores a 1 (1,03, 0,98 y 0,98 para 1CU-63, 1CU-105 y 1CU-108, respectivamente), por lo que la tendencia general del contorno es a ser redondeado.

Por lo que se refiere a la costulación y a diferencia de Préjano, donde las poblaciones presentan una mayor homogeneidad en relación al tamaño, en Almonacid de la Cuba 1 se han encontrado variaciones en el grosor y la agudeza de las costillas que, en general, están más marcadas cuanto mayor es la longitud del ejemplar. El valor medio de costillas en el pliegue oscila entre 2 y 3, al igual que la moda. El promedio del número de costillas en la valva dorsal también es variable. En general, el rango que mejor agrupa a los individuos de las tres poblaciones en lo que al número de costillas se refiere es el comprendido entre 16 y 26 (figura 76E), con mínimas fluctuaciones por arriba y por abajo.

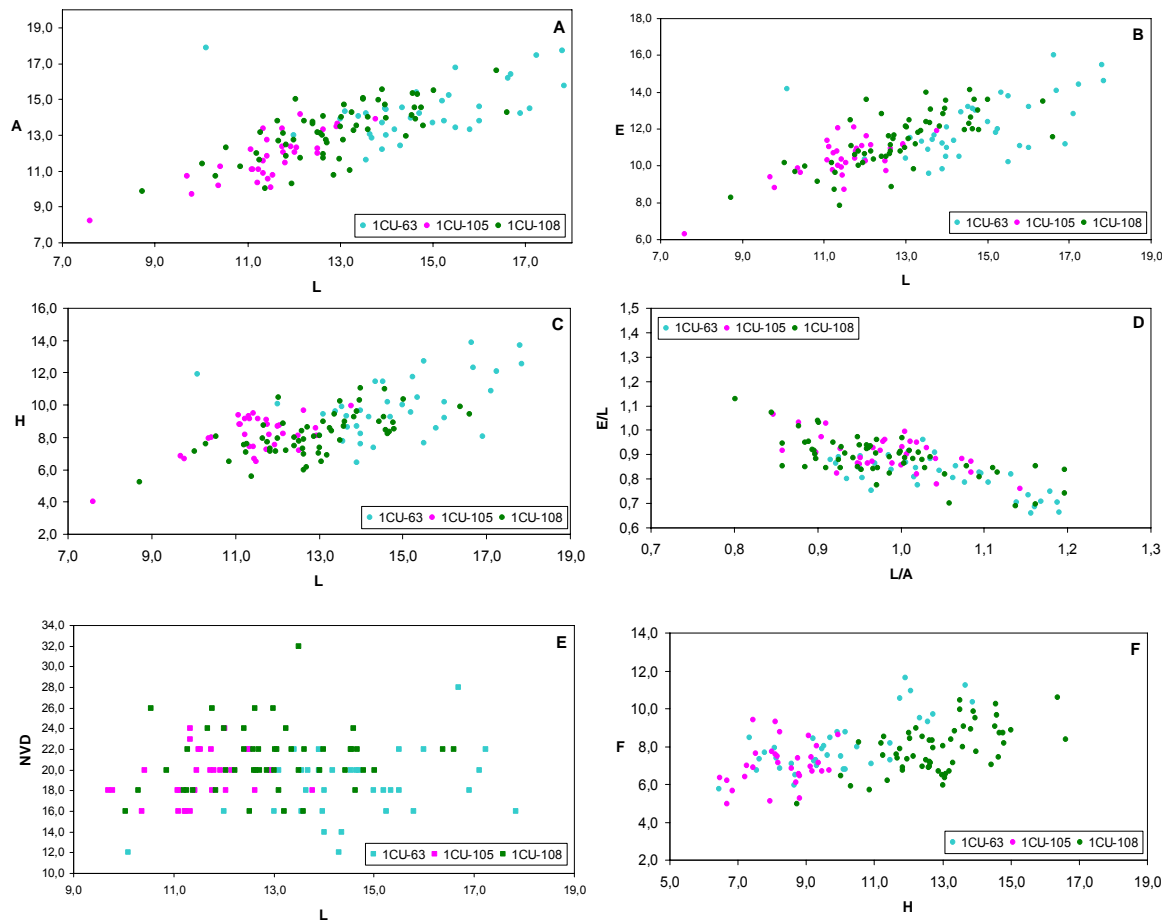


Figura 76. Poblaciones de *G. curviceps* correspondientes a los niveles 1CU-63 (N=36), 1CU-105 (N=32) y 1CU-108 (N=58) de la sección de Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva braquial; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue.

En el gráfico que relaciona la altura y la anchura del pliegue dorsal (figura 76F) se observa cierto solapamiento entre las tres poblaciones, con individuos que desarrollan pliegues altos y angostos, sobre todo en el nivel 108, otros de pliegues más tendidos y con mayor distancia entre sus flancos (nivel 105) y, por último, ejemplares que muestran una diversidad mayor en relación a estos caracteres. Se trata de los

pertenecientes al nivel 63, donde aparecen formas de pliegue elevado y ancho que corresponden a las de mayor tamaño, formas intermedias, con valores de H y F en torno a los 9 y 8 mm, respectivamente, así como formas de pliegues bajos y relativamente anchos, similares a las del nivel 105.

La última población de *G. curviceps* es la que corresponde al nivel 215 de Castrovido, donde se han podido medir 64 ejemplares. Esta capa presenta concentraciones de rinconélidos en “nidos” con numerosos individuos. Son formas de mayores dimensiones que las encontradas en Préjano y en los niveles 105 y 108 de Almonacid de la Cuba 1, con una anchura mayor que la longitud, pero de menor espesor (figuras 77A y B). Al igual que en los casos anteriores, la altura del pliegue aumenta a medida que transcurre el crecimiento, pero se observan algunos ejemplares de tamaño medio con un pliegue muy bajo (figura 77C).

Los valores de los índices de redondez y globosidad indican la presencia de conchas de globosas a subesféricas, con un contorno ovalado lateralmente (figura 77D).

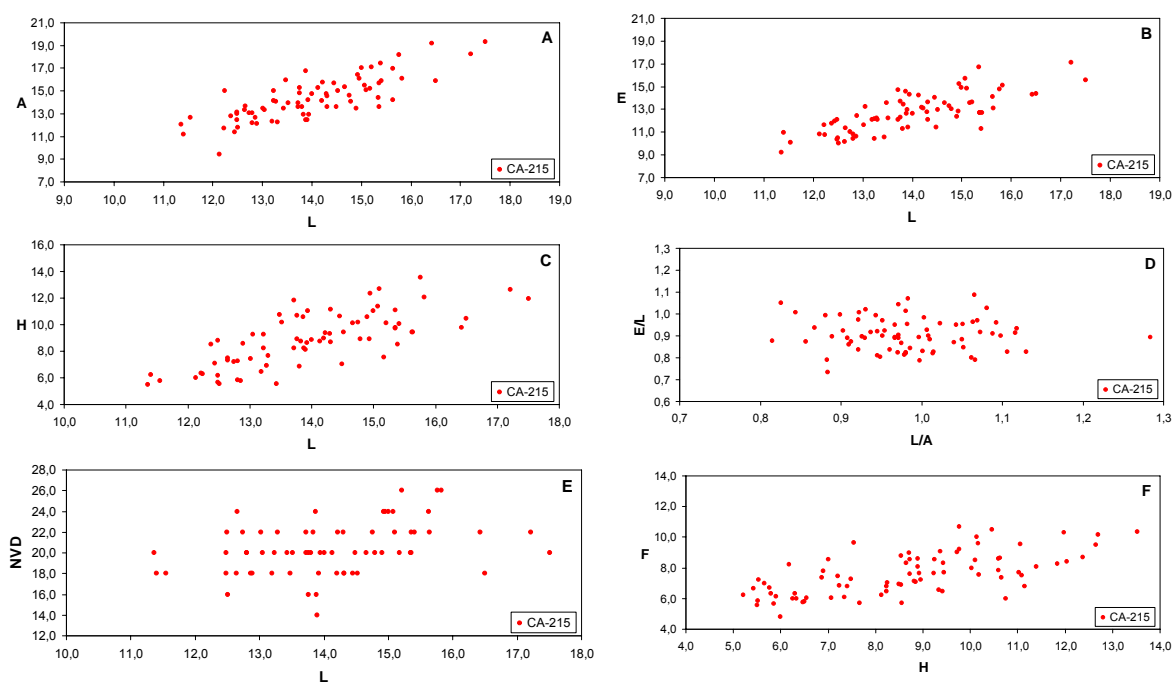


Figura 77. Poblaciones de *G. curviceps* correspondientes al nivel 215 (N=64) de Castrovido (Zona Jamesoni). A) Variación de la anchura, B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue.

El número de costillas en el pliegue dorsal oscila entre 2 y 5, siendo 3 el promedio. En la valva dorsal se encuentran unas 20 costillas (figura 77E) de tipo *tetrahedra* que, al igual que ocurre con los ejemplares de Almonacid de la Cuba 1, alcanzan un mayor grosor y son más agudas cuanto mayor es el tamaño de la concha. En el gráfico puede verse que la media y la moda coinciden.

Por último, las variaciones en la altura y la anchura del pliegue son muy acusadas en la población del nivel 215 de Castrovido, existiendo por tanto una gran variabilidad (figura 77F). Las formas más frecuentes presentan un pliegue de altura media, comprendida entre 8-10 mm, con una anchura entre 7 y 9 mm. Son, por tanto, conchas con pliegue dorsal acusado, más alto que ancho.

### Discusión

A partir de la definición de la especie, *G. curviceps* ha sido profusamente figurada por numerosos autores alemanes a lo largo del siglo XIX. Todas las figuraciones de QUENSTEDT corresponden a vistas aisladas que en algunos casos no es posible relacionar entre sí (dos frontales y una lateral en el trabajo de 1858, lám. 17, figs. 13-15) o que corresponden a ejemplares deformados (1871, lám. 37, vista frontal de la fig. 120). HAAS (1881) figura cuatro ejemplares (lám. 1, fig. 25 y lám. 3, figs. 33, 35 y 38) con caracteres típicos de la especie, a excepción de la fig. 38, de la que desafortunadamente sólo se cuenta con el dibujo de una vista dorsal, cuya elevada anchura nos inclina a pensar que podría tratarse de otra especie.

Algunos ejemplares de *G. curviceps* pueden recordar a *G. gibbosa* BUCKMAN, 1918, especie tipo del género. Además de por su posición estratigráfica (*G. gibbosa* se registra en la parte alta de la Zona Spinatum, mientras que *G. curviceps* se restringe al Pliensbachense Inferior), la especie tipo se diferencia de *G. curviceps* por presentar una valva ventral mucho más globosa y un nates más incurvado.

Otra especie con la que *G. curviceps* muestra afinidades es *G. northamptonensis* (DAVIDSON, 1878). En efecto, aunque *curviceps* es más antigua, en los Pirineos franco-españoles ALMÉRAS & FAURÉ (2000) refieren que “*las dos especies muestran las mismas dimensiones, la misma elevación del pliegue dorsal, las mismas costillas de tipo tetrahedra y entre 1 y 3 costillas que no alcanzan el borde frontal del pliegue*”. Sin embargo, estos autores encuentran ciertas diferencias entre ambas especies, como el mayor tamaño o el menor número de costillas en el pliegue en *G. curviceps*, o el umbo erecto en más ejemplares de *G. northamptonensis*. Por su parte, AGER (1962) señala que el pliegue de *G. curviceps* es más ancho que el de *northamptonensis*, diferencia que los autores franceses no encuentran entre su material. Más bien al contrario: la media para el valor de la anchura del pliegue es mayor en *G. northamptonensis*. A pesar de estas discrepancias, ALMÉRAS & FAURÉ (2000) concluyen que la diferente posición estratigráfica de ambas especies, por un lado, y las diferencias en tamaño, número de costillas del pliegue y morfología del umbo, por otro, permiten separarlas. En nuestra opinión, es evidente que ambas especies presentan semejanzas morfológicas muy importantes (como ocurre, por otra parte, entre otras especies del género, como por ejemplo *G. curviceps* y *G. gibbosa* o *G. tiltonensis* AGER, 1954 y *G. cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY, 2009); sin embargo, su distribución vertical no



coincide ya que *G. curviceps* es una especie anterior a *G. northamptonensis*, razón que por sí sola parecería justificar su separación.

*G. curviceps* es contemporánea con dos especies de *Tetrarhynchia*: *T. dunrobinensis* y *T. ranina*. Los datos biométricos indican que los promedios de la longitud, anchura y espesor de estas tres especies son próximos. Sin embargo, *T. dunrobinensis* incluye formas más expandidas lateralmente, con valores de la anchura mucho mayores que la longitud (promedio de  $A=12,87$  mm y  $L=12,36$  mm en *T. dunrobinensis* frente a  $A=12,72$  mm y  $L=12,65$  mm en *G. curviceps*), con un pliegue dorsal más acentuado y con un perfil lateral bastante más planoconvexo. Por su parte, *T. ranina* se diferencia de *G. curviceps* en que la primera presenta conchas de mayor anchura (promedio de  $A=14$  mm frente a  $12,72$  mm), mayor espesor (promedio de  $E/L=0,90$  frente a  $0,87$ ) y menor longitud (promedio de  $L=12,24$  mm frente a  $12,65$  mm). Asimismo, el pliegue aparece más tarde en el desarrollo de *G. curviceps* y su altura es menor que en *T. ranina* (promedio de  $H/L=0,64$  frente a  $0,75$ ).

En el material estudiado no existen diferencias significativas de tamaño, con excepción de los ejemplares de Préjano, que presentan en términos generales tamaños menores que los ejemplares procedentes de otras secciones. Las medias de  $L$  obtenidas en *G. curviceps* de la Zona Jamesoni de las secciones de Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 son similares (ver tablas 33 y 36), a diferencia de lo observado por ALMÉRAS & FAURÉ (2000) en los Pirineos franco-españoles. En efecto, en el nivel 58 A de la sección de la cantera de Pastouret, al oeste de Narbona, encuentran ejemplares de esta especie de un tamaño inusualmente grande comprendido entre  $10,8$  y  $28,0$  mm que, según estos autores, podrían recordar al género *Grandirhynchia* y más concretamente a su especie tipo, *G. grandis* BUCKMAN, 1918. Los análisis biométricos no aclaran esta situación, ya que los histogramas de frecuencias para la longitud de las conchas siguen una curva de Gauss indicativa de una distribución normal, mientras que los histogramas acumulados definen una clara tendencia bimodal, que podría sugerir la existencia de dos morfologías diferentes. En paralelo y atendiendo a la opinión de AGER (1956, pág. 20), el género *Grandirhynchia* constituye un stock que se separa antes del Pliensbachense Superior del grupo de especies pertenecientes a tres géneros cercanos: *Tetrarhynchia*, *Quadrirhynchia* y *Gibbirhynchia*. A partir de sus observaciones tafonómicas y de las interpretaciones ambientales, así como de la presencia de conchas de gran tamaño asociadas a conchas más pequeñas en el propio nivel 58A y en distintos niveles del resto de yacimientos estudiados, los autores franceses concluyen que el material objeto de discusión puede asignarse a una única especie, *G. curviceps*.

Distribución geográfica y estratigráfica

Esta especie ha sido registrada en Alemania, Reino Unido, Italia, Francia, España, Portugal, Pirineos, Rumania, Hungría y Argelia.

En relación a su distribución, en Alemania se ha citado en la parte inferior del Lías  $\delta$  (QUENSTEDT, 1856, 1871; RAU, 1905).

En Reino Unido, se conoce en las margas con belemnites de Dorset (MUIR-WOOD, 1928) y en la Zona Jamesoni de Somerset (AGER, 1962, 1967a).

En Francia, en la Zona Davoei (HAAS & PETRI, 1882), en el Pliensbachense Inferior (DE BRUN & VEDEL, 1919-1926) y en la Zona Ibex (REVERT, 1969, 1971). Asimismo, ha sido considerada especie índice de la Zona de Gibbirhynchia curviceps perteneciente al Pliensbachense Inferior (ALMÉRAS *et al.*, 1997); además, se ha reconocido en las zonas Jamesoni, Ibex y Davoei del borde sur del Macizo Armoricano (ALMÉRAS *et al.*, 2010).

En Italia, DAL PIAZ (1907) la cita en el Lías medio.

Se ha reconocido en el Sinemuriense Superior-Pliensbachense Inferior de Bulgaria (TCHOUTMATCHENCO, 1989).

En Rumania, en el Lías medio (RAILEANU & IORDAN, 1964; GEORGESCU, 1988). Con posterioridad, este último autor (GEORGESCU, 1990, 1993) precisa la edad situándola en el Sinemuriense Superior-parte basal del Pliensbachense Inferior.

En Hungría, en el Sinemuriense-Pliensbachense Inferior (DULAI, 2003; VÖRÖS & DULAI, 2007).

En Portugal, en el Sinemuriense Superior, Zona Raricostatum (MOUTERDE *et al.*, 1983).

En Argelia, en la parte alta del Pliensbachense Inferior (ALMÉRAS *et al.*, 1993); Sinemuriense Superior-partes media y alta del Pliensbachense Inferior (ALMÉRAS *et al.*, 2007).

En España, en las zonas Jamesoni (Subzona Taylora) e Ibex (Subzona Valdani) de la Cordillera Ibérica (GOY *et al.*, 1984; SOLER & COMAS-RENGIFO, 1987); Sinemuriense terminal-parte basal del Pliensbachense Inferior (BAEZA-CARRATALÁ, 2008); Zona Jamesoni-comienzo de la Zona Davoei en la costa asturiana (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008).



En este trabajo, *G. curviceps* se registra desde el Pliensbachense Inferior (Zona Jamesoni) hasta los tramos intermedios de la Zona Davoei (Subzona Capricornus). Se ha encontrado en tres secciones del Sector Septentrional (Castrovido, Talveilla y Préjano), en dos de la Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1 y Sierra Palomera) y en una de la Rama Castellana (Turmiel).

***Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT, 1852)**

Tablas 39-42; figuras 78-94; tablas XXX-XXXV en Anexo II

Lámina 11, figuras 4-25

1850. *Rhynchonella nerinea* d'ORBIGNY, pág. 129.  
 1852. *Terebratula amalthei* QUENSTEDT, pág. 453, lám. 36, fig. 17.  
 1856. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). OPPEL, pág. 188.  
 1858. *Terebratula amalthei* QUENSTEDT. QUENSTEDT, pág. 177, lám. 22, fig. 1.  
 1864. *Rhynchonella dysonymus* SEEBACH, pág. 90.  
 1868. *Rhynchonella liasica* REYNES, pág. 101, lám. 4, figs. 5a-i.  
 1871. *Terebratula amalthei* QUENSTEDT. QUENSTEDT, pág. 65, lám. 37, figs. 154-159.  
 1878. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). DAVIDSON, págs. 200-201, lám. 28, figs. 20-21.  
 1881. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). HAAS, lám. 1, figs. 18-21.  
 1881. *Rhynchonella* cf. *amalthei* (QUENSTEDT). HAAS, lám. 1, figs. 12a-c.  
 1905. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). RAU, págs. 21-24, lám. 2, figs. 24-30.  
 1908. *Rhynchonella nerinea* d'ORBIGNY. BOULE & THÉVENIN, pág. 38, lám. 13, fig. 12-14 (ver AGER, 1962, pág. 96).  
 pars 1917. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). ROLLIER, pág. 94.  
 1918. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). BUCKMAN, pág. 44.  
 non 1925a. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). DUBAR, págs. 262, 283.  
 ? 1948. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). CHARLES, pág. 81, lám. 4, figs. 6, 6a.  
 1952. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). DROT, pág. 66, lám. 4, fig. 1.  
 1954. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). AGER, pág. 32, lám. i, fig. 2.  
 1962. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). AGER, págs. 93-96, lám. 8, figs. 5a-c, figs. del texto 54 y 55.  
 ? 1967. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). SACCHI VIALI & CANTALUPPI, pág. 84, lám. 12, fig. 14.  
 1969. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). REVERT, págs. 46-85, lám. 1, fig. 6, lám. 3, figs. 1-11.  
 1971. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). REVERT, págs. 205, 212, fig. 2.  
 ? 1974a. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). GOY, pág. 777, lám. 108, figs. 3a-c.  
 1974a. *Gibbirhynchia* aff. *amalthei* (QUENSTEDT). GOY, pág. 778, lám. 108, figs. 4a-c.  
 1978. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). REVERT, págs. 91-120, lám. 1, figs. 1-6, 8-10.  
 1981. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). FAURÉ, pág. 139.  
 1984. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
 1987. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
 non 1989. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). TCHOUMATCHENCO, pág. 23, lám. 5, figs. 3-5.  
 1990. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 4.  
 1997. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). ALMÉRAS, BOULLIER & LAURIN, pág. 171.  
 2000. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 152, lám. 15, figs. 21-26.  
 2008. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). COMAS-RENGIFO, GARCÍA JORAL, GOY & RODRIGO, pág. 261.  
 2010. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.  
 2010. *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT). ALMÉRAS, BÉCAUD & COUGNON, lám. 3, fig. 3.

Diagnosis

*Gibbirhynchia* de tamaño pequeño a medio y contorno de ovalado a subpentagonal. Biconvexa y con convexidad similar en las dos valvas. Pliegue dorsal que no se eleva sobre el contorno general de la valva dorsal. Comisura progresiva con un plegamiento laxo. Costulación muy densa, a veces con una zona posterior lisa. Umbo prominente, agudo, erecto. Foramen pequeño, submesotírido. Cavidad central trapezoidal; a veces existe collar peduncular. El ángulo que forman las placas septaliales es abierto. Septo medio muy largo, que se prolonga más allá del plano de articulación.

Ejemplar tipo

Fue definido por AGER (1954) y corresponde al ejemplar figurado por QUENSTEDT (1871), lám. XXXVII, fig. 155 procedente del Lías ð (Zona Margaritatus) de Olmenhausen (Wurtemberg, Alemania). La especie *G. amalthei* fue figurada por primera vez por este autor en 1852 a partir del dibujo de un único ejemplar mostrado en vista dorsal. Posteriormente, en 1858, QUENSTEDT publicó la misma figura añadiendo una vista frontal. En 1871 presentó ocho ejemplares distintos. Dado que no se han encontrado los ejemplares originales publicados en sus dos primeras obras, AGER eligió un lectotipo de entre los ocho individuos figurados en 1871. Como él mismo indicó, la elección de este ejemplar se hizo “no sólo por tratarse del único ejemplar figurado completo, sino también por ser uno de los más típicos recogidos en Alemania y con morfología más próxima a la de los ejemplares figurados en 1852 y 1858” (AGER, 1954, pág. 36). Las dimensiones del lectotipo son: L= 9,80 mm, A=11,70 mm y E=7,70 mm.

Material estudiado

494 ejemplares repartidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	125	61
Muro de Aguas (MA)	Sector Septentrional	40	31
Préjano (PR)	Sector Septentrional	315	252
Turmiel (TU)	Rama Castellana	5	4
Sierra Palomera (SP)	Rama Aragonesa	9	2

Estos datos indican que se ha podido medir aproximadamente el 70% del material asignado a esta especie. Debido a su reducido número, los ejemplares recogidos en las secciones de Turmiel y Sierra Palomera no han sido considerados en los estudios estadísticos.

Dimensiones

En las tablas 39-41 se detallan los valores medios y los intervalos de variación de las variables consideradas. La tabla 42 recoge los valores de la desviación estándar. Si bien *G. amalthei* aparece ya en la Zona Davoei de Préjano y Castrovido, en las tablas

dimensionales se reflejan únicamente los datos biométricos de la especie para aquellos ejemplares recogidos en la Zona Margaritatus. La razón es mantener un criterio que asegure la homogeneidad en la comparación, ya que el lectotipo procede de esa misma zona y sus dimensiones se han incluido en los gráficos de dispersión.

A	LD	L	E	ED	EV
8,95 (6,32 - 12,80)	7,88 (5,55 - 11,68)	8,74 (6,47 - 12,65)	5,66 (3,96 - 9,03)	3,69 (2,04 - 5,67)	1,98 (1,26 - 3,36)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,12 (3,16 - 8,32)	3,68 (1,84 - 5,73)	25 (18 - 32); 24	4 (2 - 7); 4	0,98 (0,90 - 1,07)	0,65 (0,49 - 0,75)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,65 (0,51 - 0,80)	0,35 (0,20 - 0,49)	1,02 (0,93 - 1,12)	0,73 (0,34 - 1,11)	0,42 (0,20 - 0,59)	0,57 (0,45 - 0,68)

Tabla 39. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=46) de *G. amalthei* en la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido.

A	LD	L	E	ED	EV
8,12 (5,80 - 11,54)	6,77 (4,75 - 9,24)	7,65 (5,83 - 10,30)	5,59 (3,91 - 7,59)	3,60 (2,13 - 5,36)	1,98 (1,00 - 3,61)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
4,89 (3,43 - 7,26)	3,91 (2,42 - 5,37)	19 (14 - 26); 20	3 (2 - 5); 2	0,95 (0,82 - 1,04)	0,73 (0,58 - 0,93)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,64 (0,49 - 0,83)	0,36 (0,17 - 0,51)	1,06 (0,96 - 1,23)	0,81 (0,55 - 1,24)	0,51 (0,38 - 0,70)	0,60 (0,47 - 0,71)

Tabla 40. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=31) de *G. amalthei* en la Zona Margaritatus de la sección de Muro de Aguas.

A	LD	L	E	ED	EV
9,36 (5,10 - 16,51)	7,80 (4,46 - 13,33)	8,69 (5,08 - 15,09)	6,45 (3,53 - 12,05)	4,58 (1,72 - 9,14)	1,87 (0,75 - 3,42)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,55 (2,43 - 9,68)	5,30 (2,10 - 10,37)	19 (14 - 30); 18	3 (1 - 5); 3	0,94 (0,66 - 1,10)	0,74 (0,45 - 1,38)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,70 (0,47 - 0,87)	0,30 (0,12 - 0,53)	1,08 (0,91 - 1,52)	0,96 (0,56 - 2,20)	0,60 (0,28 - 1,07)	0,59 (0,33 - 0,80)

Tabla 41. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=192) de *G. amalthei* en la Zona Margaritatus de la sección de Préjano.

CASTROVIDO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,52	1,30	1,35	1,01	0,90	0,40	1,09	0,87	3,53	1,23
MURO DE AGUAS									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,55	1,29	1,33	1,07	0,83	0,64	1,20	0,86	3,18	0,96
PRÉJANO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,18	1,69	1,86	1,71	1,49	0,60	1,50	1,69	3,36	0,98

Tabla 42. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *G. amalthei* de las secciones estudiadas.

### Descripción: caracteres externos

Rinconélidos de tamaño pequeño a mediano, con valores medios de longitud comprendidos entre 7 y 10 mm, que en casos aislados pueden acercarse a los 15 mm. En promedio, la anchura es mayor que la longitud y ésta que el espesor. Los ejemplares de Préjano y Castrovido muestran una distribución de tamaños muy amplia, con rangos para la longitud situados entre 5 y 15 mm en Préjano y entre 6 y 12 en Castrovido (figura 78A). En Muro de Aguas se encuentran los ejemplares de menor talla general. La dispersión de los valores en torno a la relación longitud/espesor (figura 78B) es mayor que en el caso longitud/anchura, aunque se mantiene la tendencia general, de manera que los mayores valores de espesor corresponden a los

ejemplares de Préjano, que también son los de longitud mayor. Las dimensiones del tipo encajan cómodamente en la distribución global de tamaños (figuras 78A y B).

Los promedios del índice de globosidad calculados para la especie en las secciones mencionadas se sitúan entre 0,65 y 0,74, por lo que las conchas son globosas en términos generales. En los ejemplares de Castrovido el perfil lateral es algo más aplastado. El eje de anchura máxima se sitúa aproximadamente en el primer tercio de la parte anterior de la concha. La tendencia del contorno es a ser ovalado lateralmente en vista dorsal, con valores del índice de redondez menores de 1 en los ejemplares de las tres secciones. En algunos ejemplares en los que la anchura es considerablemente mayor que la longitud, el contorno puede llegar a ser ligeramente alado. En general, las conchas son planoconvexas, aunque los ejemplares de mayor tamaño pueden mostrar cierta biconvexidad. En algunas formas se observa un cierto aplastamiento en la zona media de la valva ventral, aplastamiento que se proyecta hacia la parte anterior. La valva ventral puede ser algo globosa en la región umbonal sin llegar a ser *gibosa*.

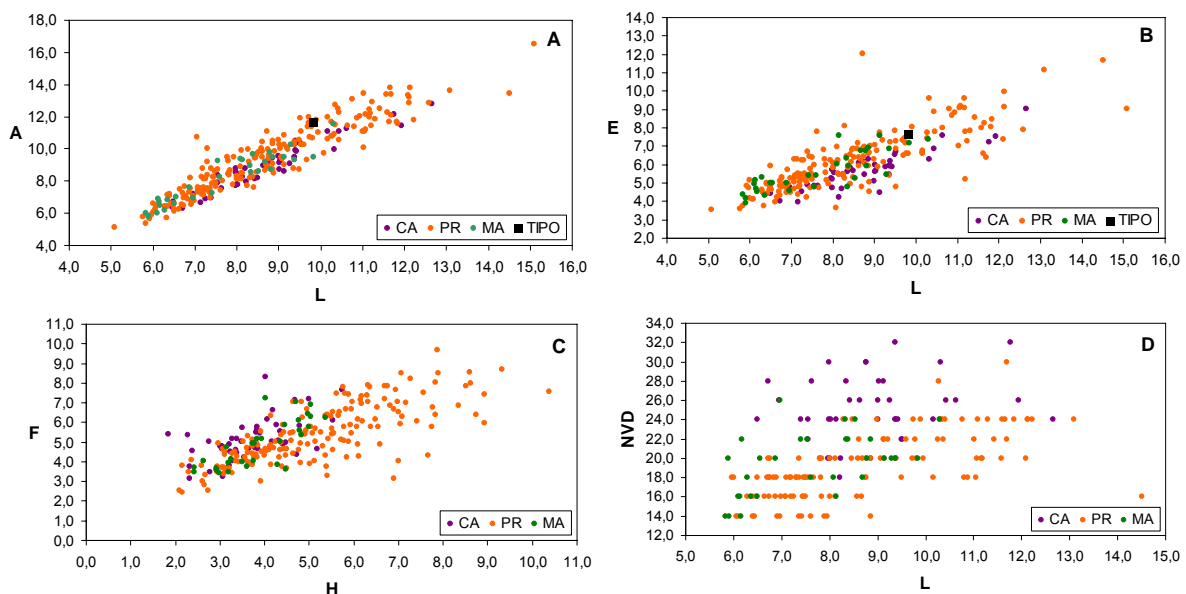


Figura 78. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *G. amalthei* estudiados en la Zona Margaritatus de las secciones consideradas. A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. CA: N=46; PR: N=171; MA: N=31. En negro: dimensiones del tipo.

La aparición del plegamiento frontal en el crecimiento es algo tardía. En vista frontal se observa que el pliegue tiene morfología subrectangular, con mayor anchura que altura y se eleva relativamente poco sobre el contorno general de la valva dorsal. Los pliegues menos acusados corresponden a los ejemplares de Muro de Aguas y Castrovido. En Préjano encontramos ejemplares con un amplio abanico de tipologías: desde formas con pliegues muy poco desarrollados hasta individuos con pliegues muy

tendidos y de mayor altura que en las restantes secciones (figura 78C). La relación F/A presenta promedios muy similares en Préjano, Castrovido y Muro de Aguas (valores entre 0,57 y 0,60). Esto supone que la anchura del pliegue es por término medio algo mayor que la mitad de la anchura de las valvas.

Comisura frontal monoplegada, con flancos bien definidos que en algunos ejemplares se elevan progresivamente formando un arco muy tendido y en otros presentan un trazado más corto, alzándose de forma algo más brusca. Comisuras laterales muy rectas en todo su recorrido, con un trazado en zigzag que disminuye progresivamente hacia la región posterior, donde se observa una *squama glotta* muy suave.

La costulación es muy densa y está definida por costillas finas de tipo *tetrahedra*, rectas desde su arranque en la región posterior de la concha. En general, no se observa ninguna variación en su trazado, ni en relación al plano de simetría ni a los flancos del pliegue. En algunos ejemplares pueden aparecer costillas poco marcadas que no llegan a alcanzar la comisura frontal. Por lo que se refiere a su número, es variable en la valva dorsal (14-30), con valores medios de 25 en Castrovido, 18 en Préjano y 19 en Muro de Aguas, y modas respectivas de 24, 18 y 20 (figura 78D); el número de costillas observadas en el pliegue oscila entre 1 y 7, con medias de 4 en los ejemplares de Castrovido y de 3 en los de Préjano y Muro de Aguas. Los valores de la desviación típica ( $\sigma^2$ ) son bajos, lo que indica que no hay gran dispersión de los datos en torno a las medias obtenidas para cada una de las variables. Cabe destacar que los valores más altos de  $\sigma^2$  corresponden a la variable NVD, es decir, al número de costillas de la valva dorsal. Esto significa que existe una mayor dispersión de los datos alrededor del promedio obtenido para esta variable, tal y como puede observarse en la tabla 41. Esta circunstancia se produce prácticamente en todas las especies estudiadas en este trabajo, ya que el número de costillas en la valva dorsal es un carácter de elevada variabilidad en los rinconélidos, incluso entre individuos de la misma especie, que no está prácticamente relacionado con el tamaño.

El nates es globoso, erecto generalmente y en ocasiones ligeramente incurvado, con un foramen pequeño de ovalado a circular, submesotírido. Las aristas laterales del umbo son agudas y están bien definidas.

En general, los ejemplares juveniles presentan un menor grado de convexidad en las valvas, son más aplastados en sentido dorsoventral que los adultos y poseen un umbo globoso, con frecuencia erecto. Asimismo, muestran un pliegue bajo que no destaca sobre el contorno general de la valva menor.

La figura 79 muestra dibujos realizados con cámara clara de cinco ejemplares que ilustran la variabilidad de la especie.

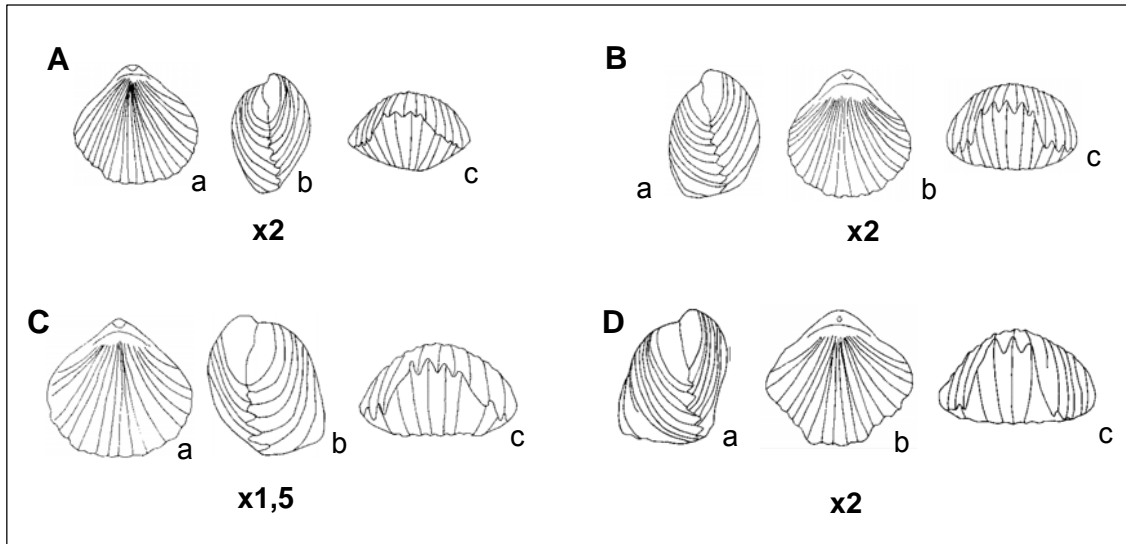


Figura 79. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de *G. amalthei*. A) CA-258/2 (Zona Margaritatus), con L=7,97 mm, A=8,52 mm y E=5,27 mm; B) CA-260/107 (Zona Margaritatus), con L=8,42 mm, A=8,16 y E=5,82; C) PR-283/5 (Zona Davoei), con L=12,26 mm, A=12,84 mm y E=8,43 mm; D) PR-399T/48 (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus), con L=8,99, A=10,56 y E=6,30 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

#### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de los ejemplares CA-258/6 (figura 80), con microfotografías de detalle (figura 81), SP-118/1 (figura 82), PR-264/1 (figura 83), PR-267/1 (figura 84), con microfotografías de detalle (figura 85), PR-283/11 (figura 86), con microfotografías de detalle (figura 87) y PR-308/3 (figura 88), también con microfotografías de detalle (figura 89). En el apartado de variabilidad intraespecífica se incluyen dos ejemplares del nivel PR-399T.

Cavidad umbonal ventral con morfología variable: ovalada en los primeros estadios y de cuadrangular a redondeada a medida que progresan las secciones. Presencia de euseptodium en algunos ejemplares (PR-308/3, figuras 88 y 89). Collar peduncular presente en ocasiones, en cuyo caso es corto (ejemplares CA-258/6 y PR-308/3, figuras 80 y 88, respectivamente). Las cavidades laterales son pequeñas y de trazado generalmente triangular. Están delimitadas por láminas dentales delgadas y cortas, próximas a la pared de la valva mayor y en general subparalelas, aunque en algunos ejemplares son ligeramente divergentes. Cuando la inclinación de las láminas dentales existe, se observa que es más intensa en la zona próxima a la articulación de las valvas. Placas deltidiales convergentes que se proyectan hacia la valva dorsal.

Dientes fuertemente crenulados en la zona de contacto con las foseas, ensanchados en la base e insertados lateralmente. Foseas levemente inclinadas hacia el exterior de la concha. Dentículos bien desarrollados, prominentes, de terminación aguda, dirigidos hacia el borde externo de las valvas; cavidades denticulares estrechas. Placas

septaliales cortas y gruesas que forman entre sí un ángulo agudo, definiendo un septalio poco profundo de base redondeada. El septalio se apoya en un septo medio muy largo, que se prolonga como mínimo hasta el plano cardinal.

Placas cardinales rectas, gruesas, subhorizontales, o bien ligeramente inclinadas hacia la valva dorsal. Se encuentran bien diferenciadas del borde interno de la foseta, que en ocasiones llega a recubrir al diente hasta casi la parte terminal de las láminas dentales. El borde externo de la foseta es recto. Fosetas accesorias bien desarrolladas, anchas y rectas. Las bases crurales están bien definidas. Tienen forma de pequeñas crestas que dan lugar a una crura raduliforme de sección triangular que se proyecta bastante hacia la valva ventral. En sección, la crura muestra en ocasiones un ensanchamiento en sentido dorsoventral en su parte terminal, pudiéndose observar en esos casos prolongaciones laterales.

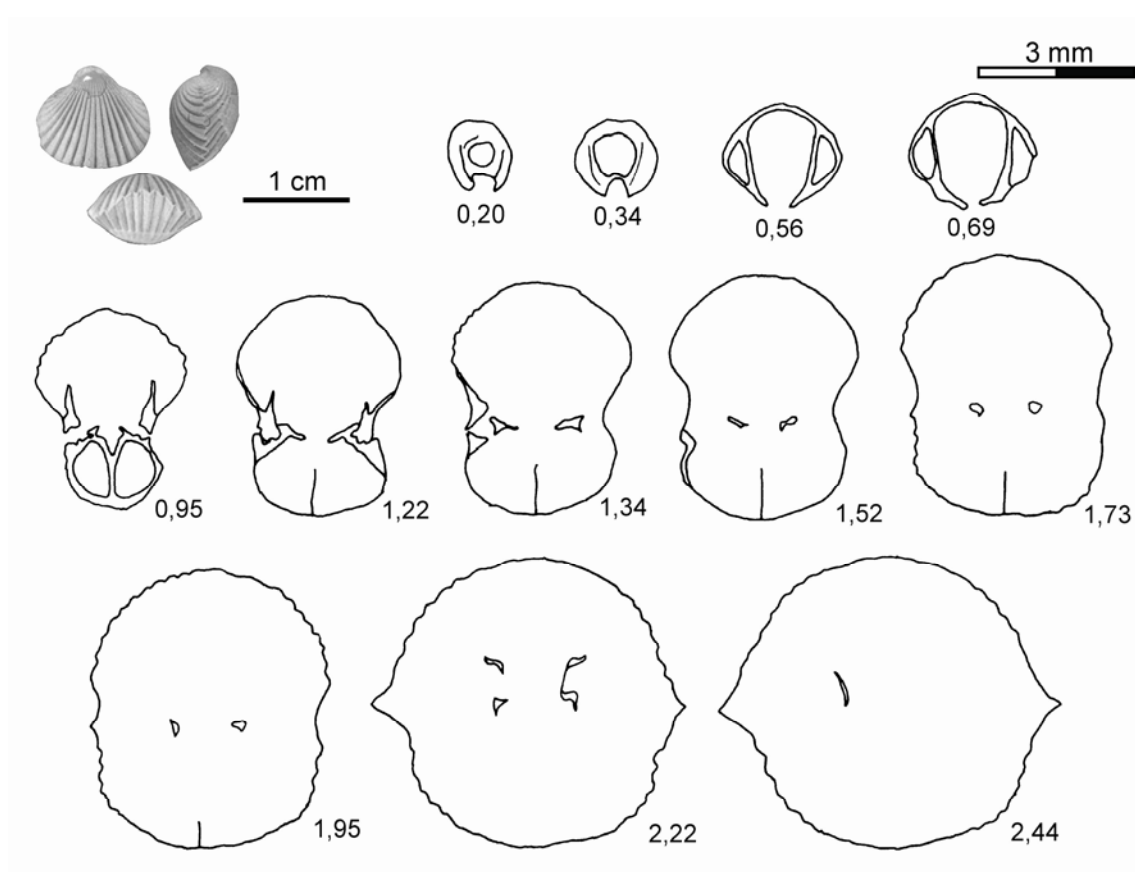


Figura 80. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-258/6 de la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=9,98, A=10,96, E=6,21.

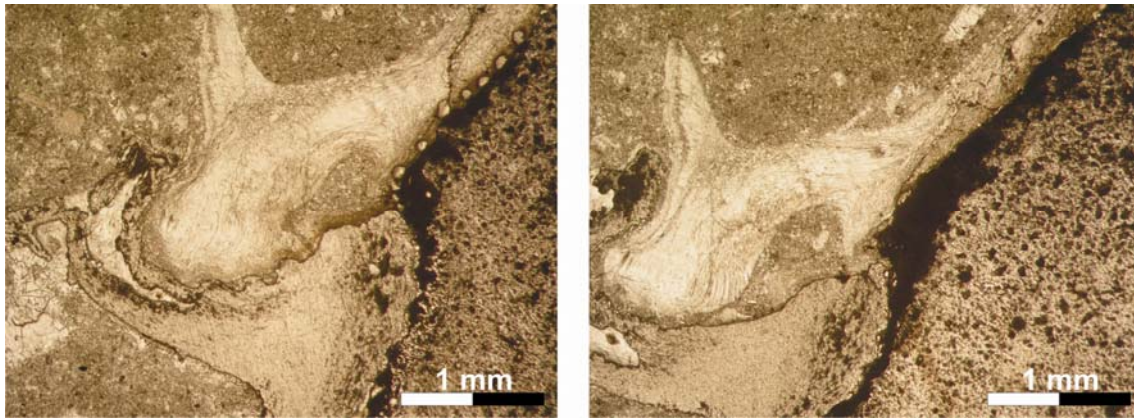


Figura 81. *G. amalthei*. Fotografías de detalle del ejemplar SP-118/1 (Pliensbachiense Superior). Izquierda: aspecto de un diente crenulado y su línea de contacto con la foseta a 2,24 mm desde el umbo. Derecha: fuerte desarrollo de un denticulo y de la cavidad denticular a 2,49 mm.

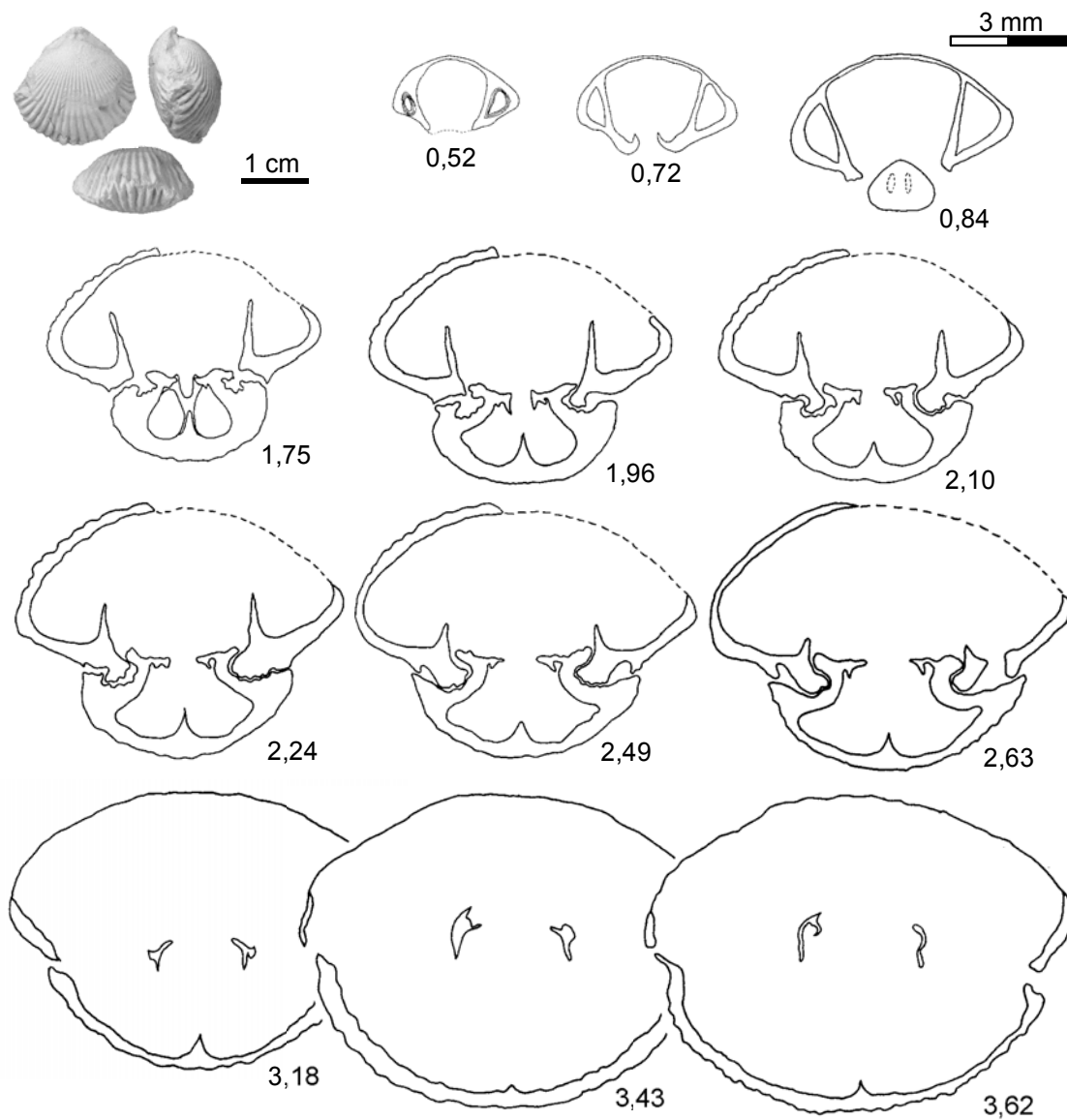


Figura 82. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar SP-118/1 del Pliensbachiense Superior de la sección de Sierra Palomera. Dimensiones principales (en mm): L=17,49, A=17,55, E=9,88.



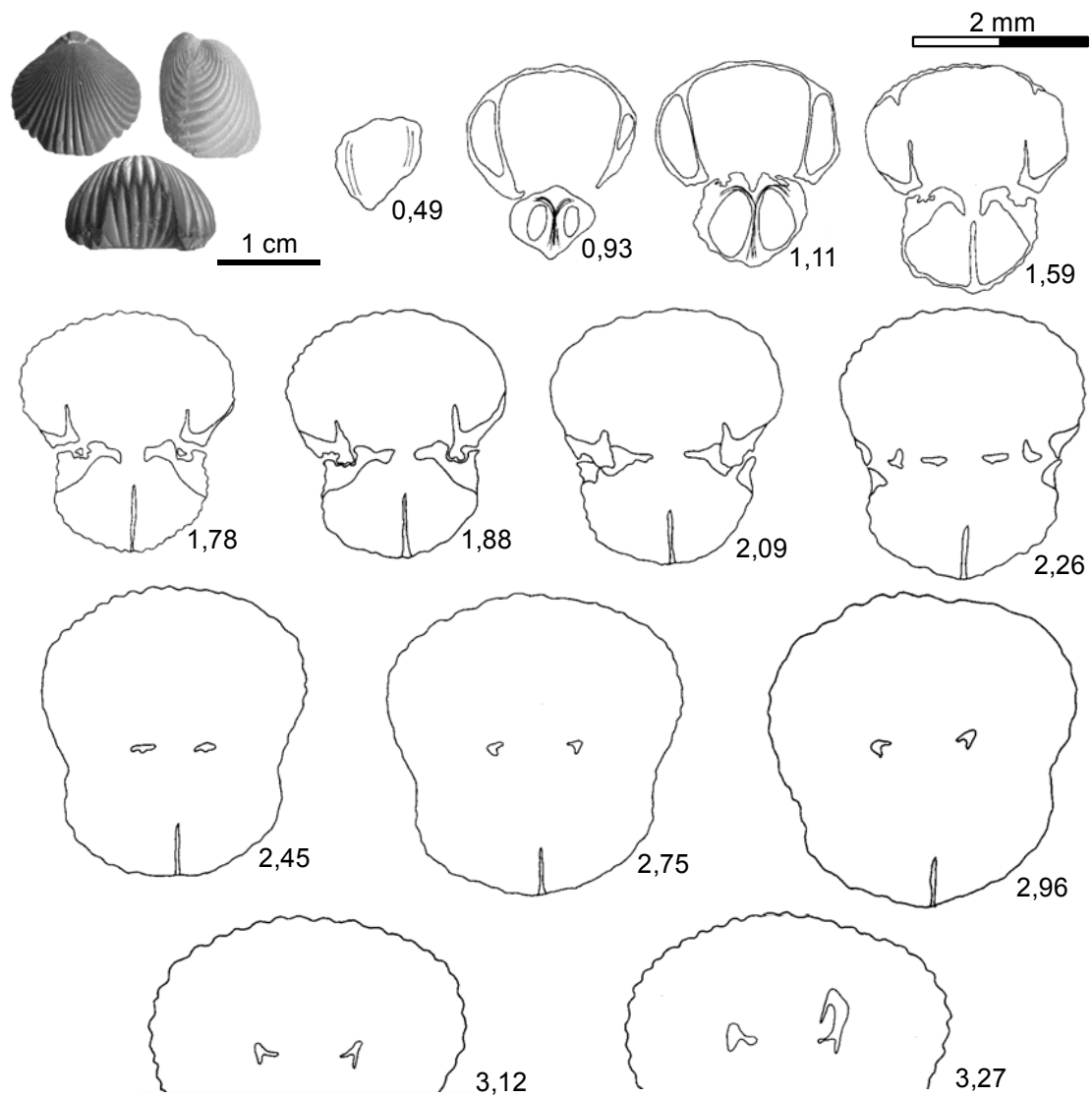


Figura 83. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-264/1 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=11,99, A=13,89, E=9,86.

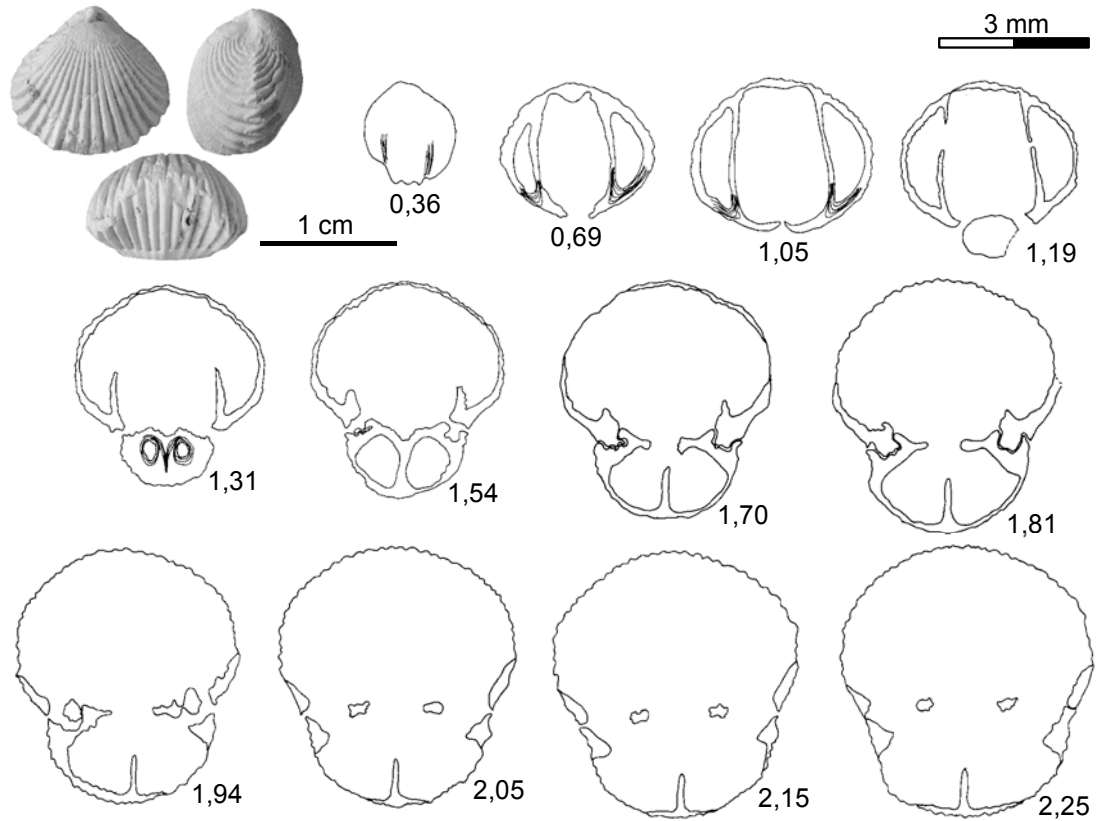


Figura 84. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-267/1 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=10,76, A=11,39, E=7,81.

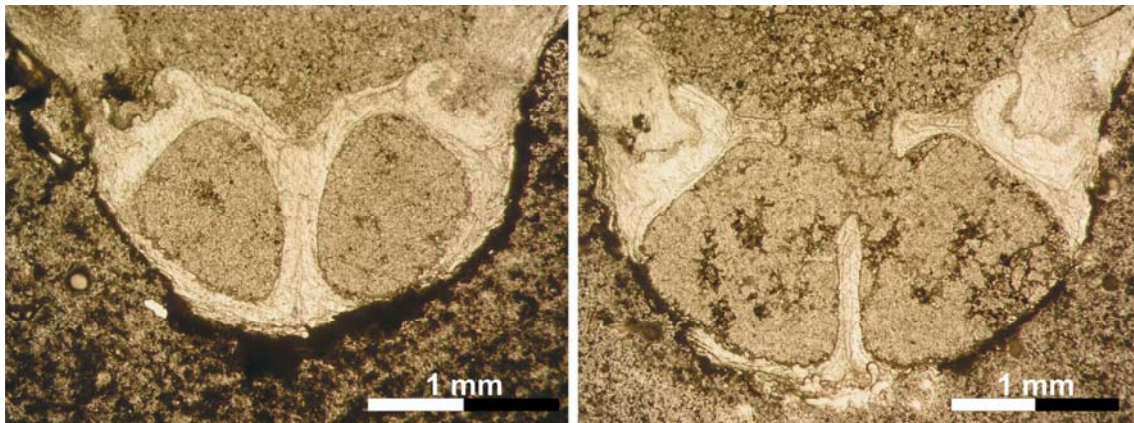


Figura 85. *G. amalthei*. Fotografías de detalle del ejemplar PR-267/1 (Zona Davoei). Izquierda: septalio poco profundo y placas septaliales cortas a 1,54 mm del extremo posterior de la concha. Derecha: dientes crenulados, placas cardinales rectas y subhorizontales y bases crurales redondeadas a 1,70 mm.

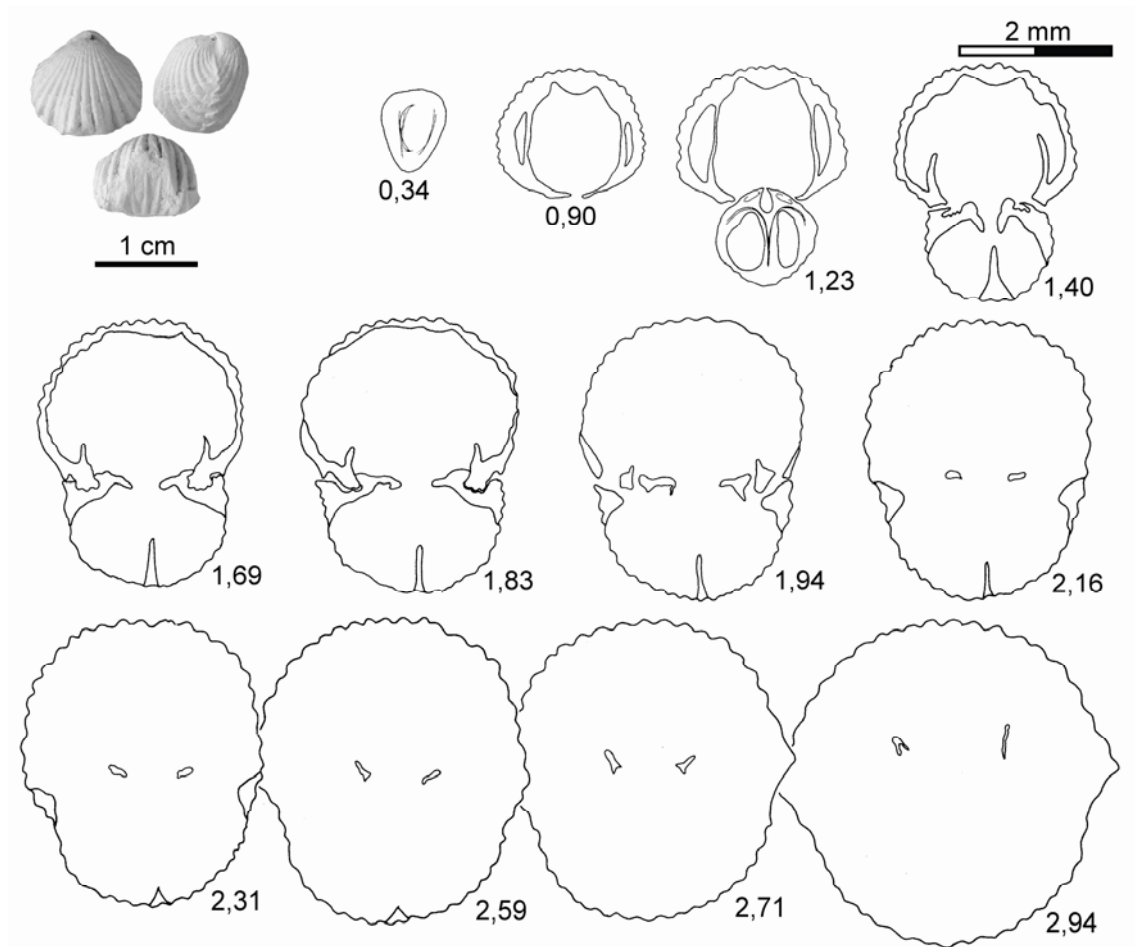


Figura 86. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-283/11 de la Zona Davoei de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=10,12, A=10,77, E=8,11.

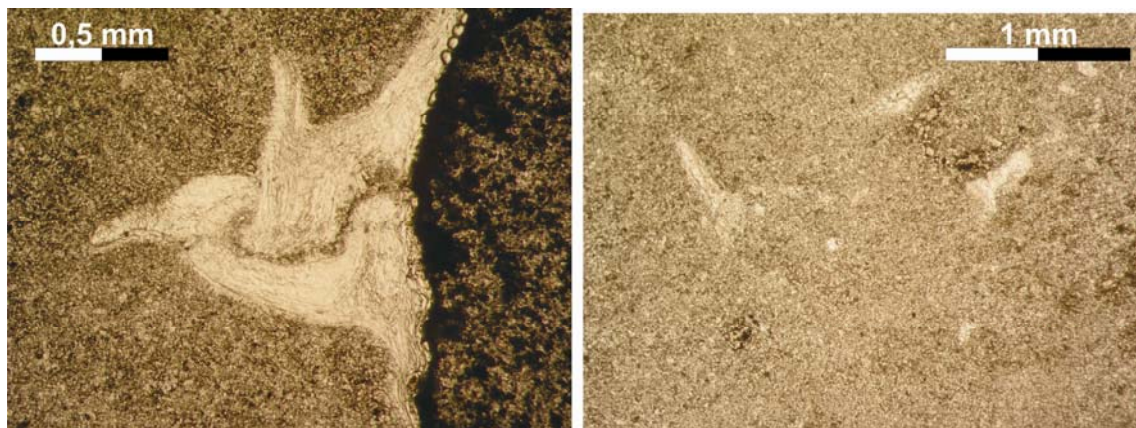


Figura 87. *G. amalthei*. Fotografías de detalle del ejemplar PR-283/11 (Zona Davoei). Izquierda: parte basal de la lámina dental, diente y foseta accesoria ancha y recta a 1,83 mm del umbo. Derecha: crura de sección triangular alargada a 2,82 mm del umbo.

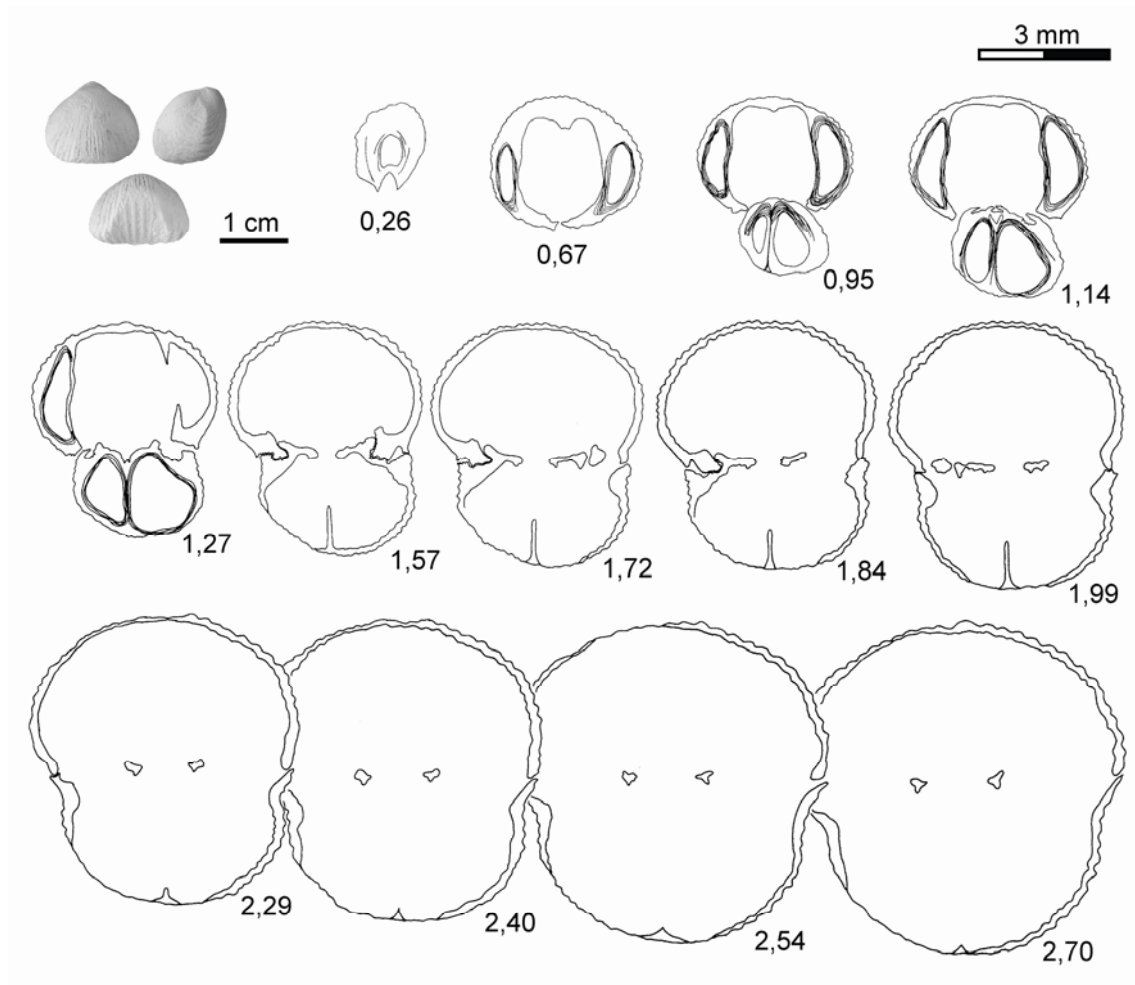


Figura 88. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-308/3 de la Zona Margaritatus (Subzona Stokesi) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=12,09, A=13,36, E=10,22.

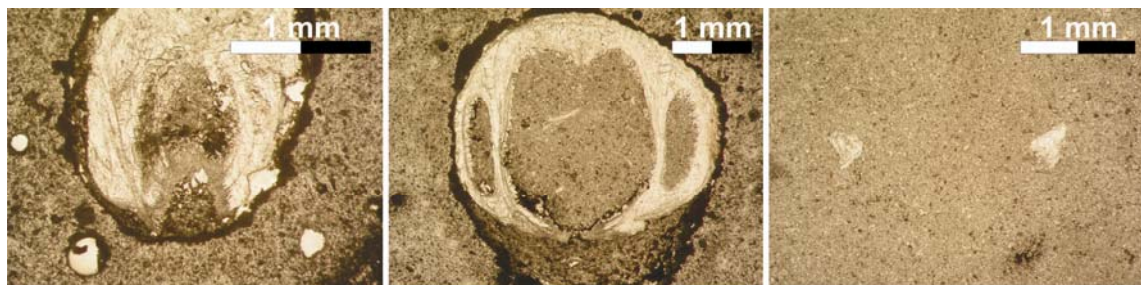


Figura 89. *G. amalthei*. Fotografías de detalle del ejemplar PR-308/3 (Zona Margaritatus, Subzona Stokesi). Izquierda: collar peduncular a 0,26 mm del umbo. Centro: euseptodium incipiente y placas deltidiales convergentes a 0,67 mm. Derecha: crura de sección triangular a 2,70 mm.

#### Variabilidad intraespecífica

Tanto en Préjano como en Castrovido encontramos algunos niveles con un número de ejemplares medidos superior a 25 que pueden considerarse representativos de poblaciones que nos permitan valorar la variabilidad intraespecífica. Las tablas que incluyen los valores medios y los intervalos de variación de las variables se incluyen en el Anexo II (tablas XXX-XXXV).

El nivel 399 de Préjano es una capa de calizas de unos 40 cm de potencia interrumpida por un interestrato margoso discontinuo lateralmente que la divide en un nivel inferior (PR-399a) y otro superior (PR-399T). Los rinconélidos aparecen concentrados a techo en ambos niveles, no presentando una orientación preferente ni evidencias de transporte. El nivel calizo PR-401 presenta menor espesor y los ejemplares aparecen en las mismas condiciones que en la capa anterior. Estas tres poblaciones registradas en Préjano contienen rinconélidos de tamaño creciente (figuras 90A y B) en los que se cumple la misma relación  $A > L > E$  encontrada para el conjunto de la especie en todas las secciones consideradas. En PR-399T encontramos los valores medios más próximos a los calculados para todos los ejemplares de *G. amalthei* estudiados. La mayor distribución de tamaños se concentra en el nivel 401, con un rango comprendido entre los 7 y los 15 mm. En relación a la altura del pliegue en función de la longitud (figura 90C), se observa que los ejemplares de menor tamaño (PR-399a) presentan un pliegue menos acusado, que en general va aumentando en la vertical a medida que lo hace el valor de L (PR-399T y PR-401).

Los valores del índice de globosidad son menores de 1 en las tres poblaciones, por lo que el perfil lateral de las conchas tiende a ser globoso. No obstante, encontramos también conchas poco globosas en los tres niveles con valores de  $E/L$  inferiores a 0,6. Análogamente, aunque la mayoría de los ejemplares presentan un contorno ovalado lateralmente ( $L/A < 1$ ), en algunos de ellos se observa que la longitud es mayor que la anchura, lo que se traduce en un contorno ovalado anteroposteriormente (figura 90D).

Por lo que se refiere a la costulación, el número de costillas en la valva dorsal vuelve a ser un carácter muy variable. Los valores menores se encuentran en la población con ejemplares más pequeños (PR-399a, figura 91E), donde los promedios de costillas en la valva dorsal (NVD) y en el pliegue (NP) son 18 y 2, respectivamente. Algunos ejemplares del nivel PR-399T que alcanzan una longitud media en relación a los individuos de las otras dos poblaciones presentan, sin embargo, un elevado número de costillas, mayor en muchos casos que el de las conchas más grandes del nivel 401. Este hecho está evidentemente relacionado con la densidad de costulación y evidencia la baja correlación entre la longitud de los ejemplares y el número de costillas.



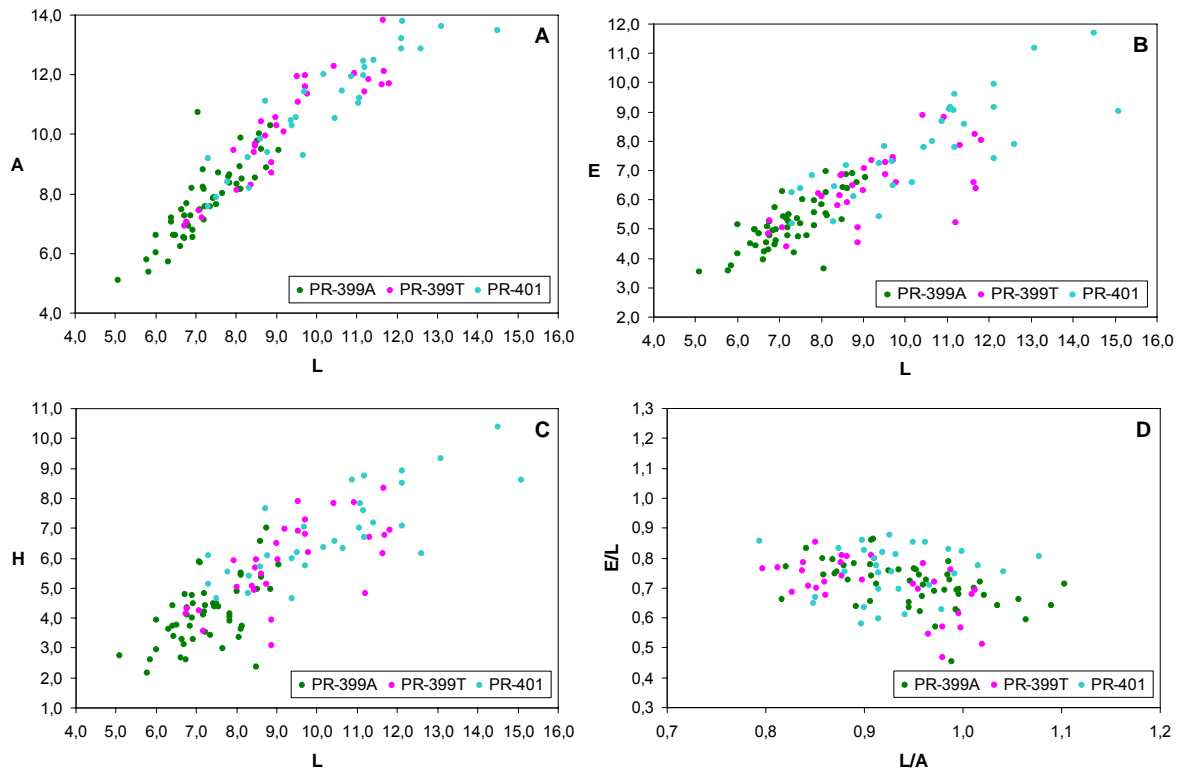


Figura 90. Poblaciones de *G. amalthei* correspondientes a los niveles PR-399a (N=51), PR-399T (N=32) y PR-401 (N=31) de Préjano (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad.

La altura y anchura del pliegue parecen guardar relación con la longitud de las conchas, de tal manera que los ejemplares de menor tamaño presentan también pliegues menos acusados. En cualquier caso, se mantiene la relación  $F > H$  en las tres poblaciones (figura 91F).

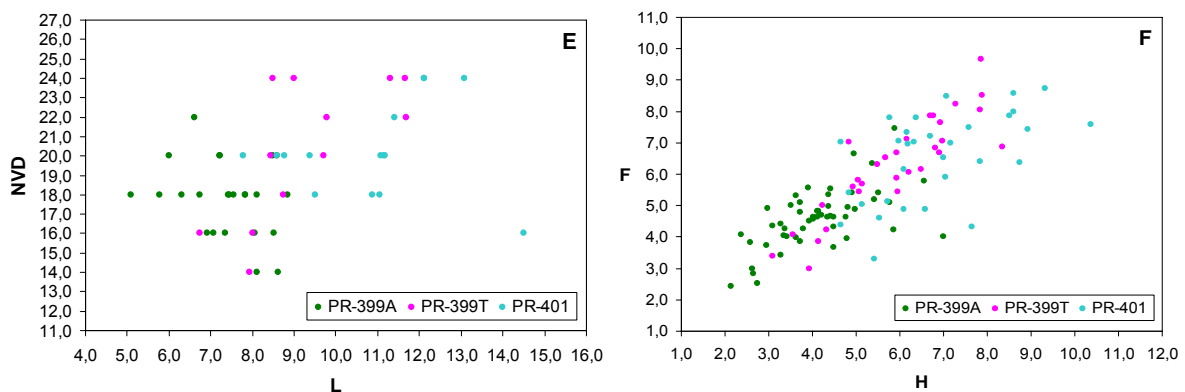


Figura 91. Poblaciones de *G. amalthei* correspondientes a los niveles PR-399a (N=51), PR-399T (N=32) y PR-401 (N=31) de Préjano (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus). E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue.

En relación a los caracteres internos, la variabilidad intraespecífica parece poco acusada. En ninguno de los dos ejemplares seccionados del nivel 399T (PR-399T/24 y PR-399T/47, figuras 92 y 93, respectivamente) se ha detectado la presencia de collar peduncular, aunque el resto de los rasgos internos definidos para la especie (inclinación de las láminas dentales, elevada crenulación de los dientes e inserción lateral de los mismos, longitud del septo medio, crura raduliforme de sección triangular) son semejantes. El septo es algo más corto en el ejemplar seccionado PR-399T/47 (figura 93), desapareciendo prácticamente al nivel del plano de articulación.

A continuación se incluyen las secciones seriadas de dos ejemplares procedentes del nivel PR-399T.

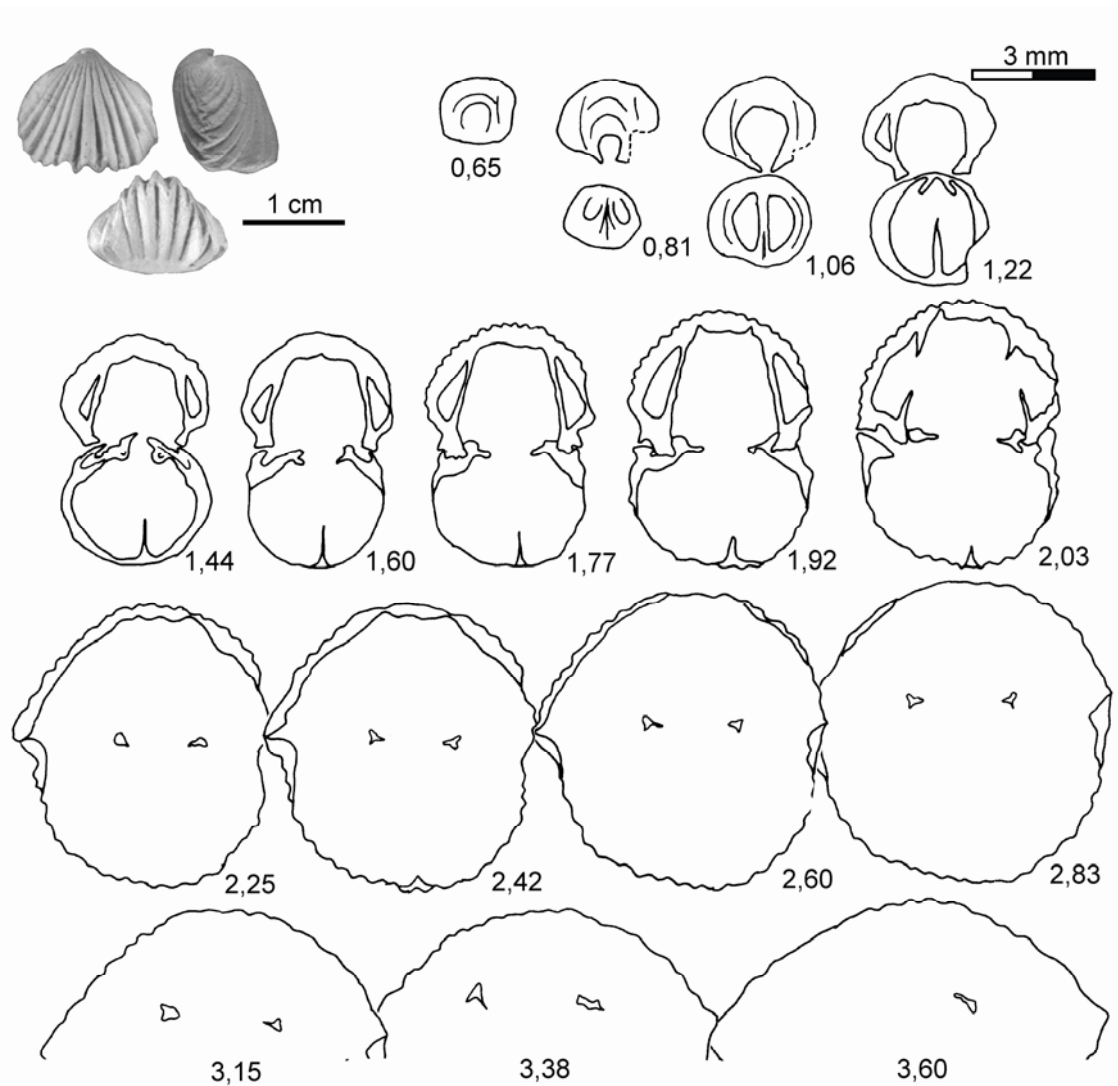


Figura 92. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-399T/24 de la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=11,05, A=13,07, E=9,98.

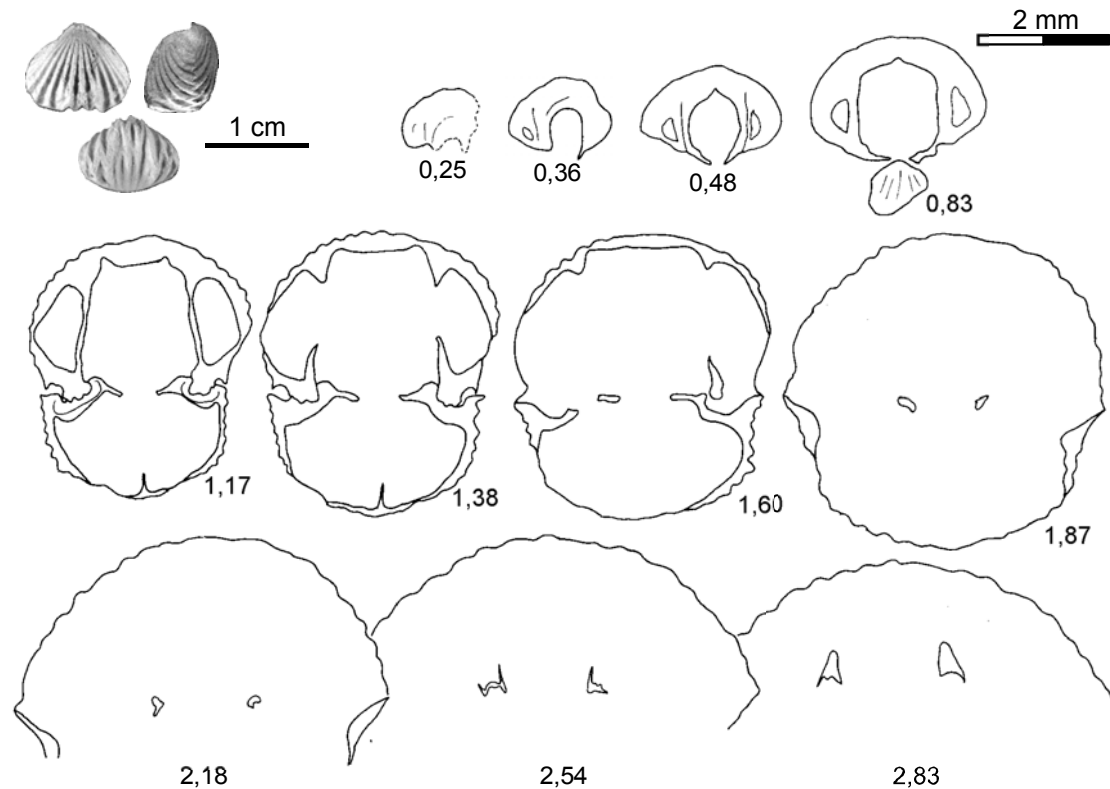


Figura 93. *G. amalthei*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-399T/47 de la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=8,90, A=10,01, E=7,22.

El nivel 260 de la sección de Castrovido es un estrato margoso de unos 30 cm de espesor con una elevada concentración de rinconélidos bien conservados, muy poco dispersos y sin facetas de desgaste. Se han identificado 68 ejemplares de *G. amalthei* y medido 38. Corresponden a formas con valores medios muy próximos de longitud y anchura (promedio de L=8,68 mm y A=8,82) y bajo espesor (E=5,60 mm). Los rangos de tamaños se sitúan entre los 6 y los 12 mm para longitud y anchura y entre los 4 y los 8 mm para el espesor (figuras 94A y B).

El pliegue es poco acusado, con promedios de la altura de 3,73 mm (figura 94C). Es el valor más bajo de todos los obtenidos para la especie, tanto en el conjunto general como en la comparativa con las poblaciones de Préjano. Sin embargo, y en contra de lo que intuitivamente se pudiera esperar, los ejemplares del nivel 260 de Castrovido no son los de menor longitud, por lo que la elevación del pliegue no parece estar ligada al crecimiento.

Los valores del índice de redondez se sitúan entre 0,9 y 1,1 (figura 94D), con promedios de 0,99 para el conjunto de la población. Esto se debe a la proximidad de los valores L y A, de tal modo que las conchas tienden a la circularidad. La globosidad es muy baja y está comprendida entre 0,6 y 0,75, e incluso menor de 0,6 debido al



bajo espesor de los ejemplares, lo que se traduce en la presencia de formas levemente comprimidas.

El número de costillas en la valva dorsal es elevado (25 de media y 24 de moda) e indica una densidad de costulación alta, dado que los ejemplares que componen esta población presentan tamaños pequeños (figura 94E). Del mismo modo, en el pliegue aparecen 4 costillas de media, pero el rango de variación se amplía hasta 7. Su morfología es tendida, subrectangular, con la anchura mayor que la altura (figura 94F), lo que permite la inserción de un mayor número de costillas muy próximas entre sí.

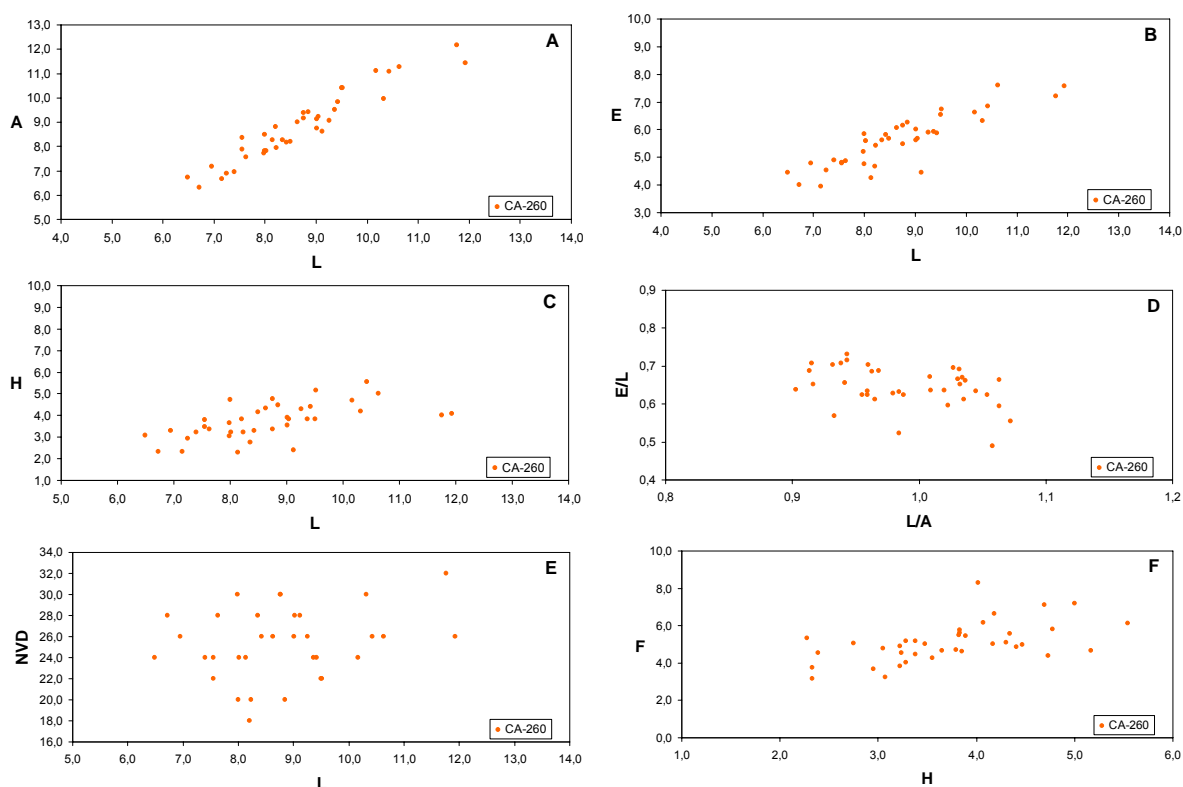


Figura 94. Poblaciones de *G. amalthei* correspondientes al nivel CA-260 (N=38) de Castrovido (Zona Margaritatus). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue.

De las observaciones realizadas sobre el conjunto de los ejemplares atribuidos a esta especie además de sobre las poblaciones consideradas, podemos inferir que la mayor variabilidad se refleja en cinco caracteres: el espesor, la anchura, la morfología del pliegue, el nº de costillas en la valva dorsal y la posición del eje de anchura máxima. En algunos ejemplares el pliegue se eleva ligeramente sobre el contorno de la valva dorsal, aumentando el espesor de la concha. En otros casos, el pliegue está muy poco definido, lo que se traduce en una disminución del espesor y en una morfología aplanada en vista lateral. Otros individuos presentan grados intermedios de elevación del pliegue y, por tanto, del espesor, dándose por consiguiente todas las gradaciones

en relación a estos dos caracteres. La anchura es también muy variable: aunque en términos generales es mayor que la longitud, en ocasiones es prácticamente igual, lo que se traduce en modificaciones del contorno en vista dorsal. Del mismo modo, la posición del eje de anchura máxima también es variable, pudiendo situarse en el primer tercio anterior de la concha o bien estar algo desplazado hacia la parte media, lo que también origina variaciones en el grado de redondez de las valvas. Por último, el número de costillas en la valva dorsal oscila entre valores mínimos de 14 y máximos de 32, con promedios y modas distintos para los lotes procedentes de las secciones estudiadas y para las poblaciones. Esta variabilidad se refleja también en los elevados valores obtenidos de la desviación estándar para esta magnitud.

### Discusión

Las figuras originales de QUENSTEDT (1852, 1856, 1871) relativas a esta especie han creado cierta confusión en su interpretación, quizás porque reflejan cierta variabilidad y posiblemente también porque no incluyen vistas laterales que permitan definir el perfil y las características de la convexidad de las valvas. Esta circunstancia ha propiciado que bajo la denominación de "*Rh.*" *amalthei* se haya incluido un rango muy amplio de morfologías que en muchos casos son más próximas a otras especies ya definidas. Aunque DAVIDSON (1878) ya refiere la gran variabilidad de esta especie, en especial sobre dos caracteres (el espesor de las valvas y la altura del pliegue), figura como *G. amalthei* (lám. 28, figs. 18-21) tres especies tan diferentes morfológicamente como *G. muirwoodae*, *G. gibbosa* y *G. tiltonensis* que, además, son heterócronas (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). Las figuraciones de HAAS (1881, lám. 1, figs. 18-21) parecen ajustarse en general a la morfología típica de la especie, con excepción de las figuras 20 y 21 que corresponden a ejemplares de anchura muy pequeña y que además presentan el eje de anchura máxima muy desplazado hacia la región anterior.

Por su parte, los trabajos de AGER han contribuido a esclarecer la nomenclatura a partir del establecimiento de un lectotipo (AGER, 1954, pág. 33) y de las restricciones en su concepción de la especie, fruto de la revisión de las figuras de QUENSTEDT (1871). AGER sólo acepta las figuras 154-157 de la lám. 37 de este autor, mientras que ALMÉRAS & FAURÉ (2000) también consideran como *G. amalthei* las figuras 158 y 159, argumentando que, a tenor del material que han estudiado en los Prineos franco-españoles, la figura 158 corresponde a una forma miniaturizada y la 159 a un ejemplar juvenil con comisura rectimarginada. Nosotros aceptamos la atribución propuesta por los autores franceses en relación a la figura 159 de QUENSTEDT, ya que en nuestro material hemos encontrado ejemplares juveniles con las mismas características. Sin embargo, no tenemos constancia hasta el momento de la presencia de ninguna forma miniaturizada de *G. amalthei* en las secciones muestreadas en la Cordillera Ibérica.

En su trabajo de 1962, pág. 96, AGER plantea la posibilidad de que *G. nerina*, una especie definida por d'ORBIGNY (1847) sea en realidad *G. amalthei*, apuntando que en ese caso la prioridad nominal correspondería a *G. nerina*. A partir del estudio del holotipo de d'ORBIGNY el autor inglés acepta la denominación, señalando que esta especie presenta un pliegue frontal más estrecho y un menor número de costillas. Sin embargo, ALMÉRAS & FAURÉ (2000) incluyen a *G. nerina* en la sinonimia de *G. amalthei*, invalidando por tanto la especie creada por d'ORBIGNY y su prioridad. Dado que los rasgos morfológicos de *G. nerina* y su posición estratigráfica son coincidentes con los de otras dos especies del género, *G. amalthei* y *G. muirwoodae*, aceptamos la sinonimia propuesta por los autores franceses, añadiendo que tampoco las características de la morfología interna parecen ser determinantes para distinguir *G. nerina* de las otras dos especies mencionadas.

El trabajo de REVERT (1978), en el que realiza un análisis matemático exhaustivo de las poblaciones de *G. amalthei* del Pliensbachiense Superior de Les Causses (Francia), ha permitido a este autor agrupar la variabilidad de la especie en cuatro morfotipos ("amaltheido", "multicostulado", "tournadousense" y "nudoide") a partir de las diferencias encontradas en dos caracteres no correlacionables entre sí: el espesor y la costulación. Los dos primeros morfotipos corresponden al denominado *grupo costulado*, mientras que los dos últimos se reúnen en el *grupo paucicostulado*, agrupación que parece incluir ejemplares con una tendencia evolutiva particular, ligada a una región concreta de Les Causses (Tournadous, de ahí el nombre del tercer morfotipo). En nuestra opinión, los ejemplares de *G. amalthei* estudiados en este trabajo presentan un grado de costulación similar a los de *grupo costulado* (lám. 1, figs. 1-2) definido por REVERT (1978). Los morfotipos del *grupo paucicostulado* (lám. 1, figs. 3-6) difieren en gran medida de la morfología típica de la especie.

*G. amalthei* es una especie próxima morfológicamente a *G. muirwoodae* y a *G. liasica* REYNÈS, 1868. *G. muirwoodae* presenta una costulación más acentuada, un mayor recurvamiento del umbo y un perfil más biconvexo. Por su parte, *G. liasica* presenta conchas de mayor espesor, con una densidad de costulación más alta y un pliegue frontal más elevado que *G. amalthei*. Asimismo, tal y como señalan ALMÉRAS & FAURÉ (2000), se ha constatado que *G. liasica* sucede en el tiempo a *G. amalthei* en la zona de Pirineos y en Les Causses (Francia).

Por último, en relación a los caracteres internos de la especie, se ajustan con bastante precisión a los descritos por AGER (1962). Asimismo, las dimensiones del lectotipo definido por el mismo autor en 1954 (ver figuras 78A y B) encajan en los gráficos de dispersión de L, A y E establecidos para esta especie, si bien el tipo presenta una anchura ligeramente superior que la media.

### Distribución geográfica y estratigráfica

Esta especie ha sido citada en Alemania, Reino Unido, Francia, Argelia, Portugal y España.

En Alemania se ha registrado en el Lías  $\delta$  (Pliensbachiense Superior, Zona Margaritatus) de Württemberg (QUENSTEDT, 1852, 1856 y 1871; RAU, 1905).

En Reino Unido, AGER (1962) la sitúa en la Zona Margaritatus.

En Francia, en el Pliensbachiense Superior (d'ORBIGNY, 1850; BOULE & THÉVENIN, 1908); en la Zona Margaritatus (subzonas Subnodosus y Gibbosus) y en la Zona Spinatum, Subzona Apyrenum (REVERT, 1971); en la parte superior de la Subzona Subnodosus y en la Subzona Gibbosus como especie índice de la Zona de *G. amalthei* y *Zeilleria* (*Zeilleria*) *sarthacensis* (ALMÉRAS *et al.*, 1997). En los Pirineos franceses, al igual que ocurre en el Pliensbachiense Superior inglés, se registra en la base de la Zona Margaritatus asociada a *C. briseis* (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000).

En Argelia (ALMÉRAS *et al.*, 2007) se ha identificado con dudas un único ejemplar en el Pliensbachiense Superior (zonas Lavinianum y Algovianum).

En la Cordillera Ibérica (GOY *et al.*, 1984) se conoce desde la parte superior de la Zona Ibex (Subzona Luridum) hasta la parte media de la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus); SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la sitúan con dudas desde la Zona Ibex (Subzona Valdani) hasta la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus). En la costa asturiana se ha encontrado desde el inicio de la Zona Davoei hasta el comienzo de la Zona Margaritatus (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010).

En las secciones estudiadas, la especie *G. amalthei* está ya presente desde base de la Zona Davoei (Subzona Maculatum), continuando su registro hasta la Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus). Se ha reconocido en tres secciones del Sector Septentrional (Castrovido, Préjano y Muro de Aguas), en una de la Rama Aragonesa (Sierra Palomera) y en otra de la Rama Castellana (Turmiel), siendo considerablemente más abundante en las secciones del Sector Septentrional que en las restantes.

***Gibbirhynchia muirwoodae* AGER, 1954**

Tablas 43-47; figuras 95-103; tablas XXXVI-XXXVII en Anexo II  
Lámina 12, figuras 1-19

1871. *Terebratula amalthei curviceps* QUENSTEDT, pág. 66, lám. 37, fig. 160.  
1878. *Rhynchonella amalthei* (QUENSTEDT). DAVIDSON, págs. 200-201, lám. 28, fig. 21.  
1954. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER, págs. 40-41, lám. 1, figs. 5a-c.  
1962. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER, págs. 99-101, fig. 60, lám. 8, figs. 8a-c.  
1967. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER. SACCHI VIALLI & CANTALUPPI, págs. 86-87, lám. 13, figs. 3a-c y 4a-c.  
? 1972. *Rhynchonella* sp. (gr. *bouchardi*) DAVIDSON. GOY, en MELÉNDEZ-HEVIA & RAMÍREZ DEL POZO, lám. 8, figs. 1-3.  
non 1974a. ?*Gibbirhynchia* aff. *muirwoodae* AGER. GOY, págs. 779-780, lám. 108, figs. 7a-c.  
1974a. *Tetrarhynchia*? *sphaerata* SUČIĆ-PROTIĆ. GOY, págs. 783-784, lám. 108, figs. 14a-c.  
1984. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER. GOY, COMAS-RENGIFO & GARCÍA JORAL, pág. 233.  
1987. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER. SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
2008. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER. COMAS-RENGIFO, GARCÍA JORAL, GOY & RODRIGO, pág. 261.  
2010. *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER. COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.

Diagnosis

*Gibbirhynchia* de tamaño pequeño a medio, con contorno ovalado lateralmente, en ocasiones subpentagonal y generalmente truncado en la parte anterior, y perfil lateral de poco globoso a globoso. Dorsibiconvexos o casi planoconvexos. Pliegue ancho y marcado en el centro de la comisura frontal, que se eleva nítidamente sobre el contorno de la valva dorsal. Flancos bien definidos, subparalelos. Costillas de tipo *tetrahedra*, en general numerosas. Con frecuencia aparecen cuatro en el pliegue. Nates muy globoso e incurvado, con un foramen submesotírido pequeño que se observa mal por la intensidad en el recurvamiento del umbo. No se observa área posterior lisa. Láminas dentales cortas y robustas. Placas deltidiales gruesas y paralelas. Septo medio largo.

Ejemplar tipo

Se trata de un holotipo definido en 1954 por AGER. Procede de la Zona Margaritatus de Dorset (Reino Unido). Sus dimensiones son: L=12,7 mm, A=13,2 mm y E=11,1 mm. Se encuentra depositado en el Museo de Historia Natural de Londres.

Material estudiado

374 ejemplares estudiados (de los que se ha podido medir el 66%) distribuidos en las siguientes secciones:

SECCIONES	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Castrovido (CA)	Sector Septentrional	158	74
Muro de Aguas (MA)	Sector Septentrional	35	28
Préjano (PR)	Sector Septentrional	170	131
Ventosa del Ducado (OL)	Rama Castellana	1	0
Almonacid de la Cuba 1 (1CU)	Rama Aragonesa	10	10

### Dimensiones

Las tablas 43-46 incluyen los promedios y los intervalos de variación de las variables medidas en *G. muirwoodae* en las secciones consideradas; la tabla 47 recoge los valores de la desviación estándar. Tanto las tablas dimensionales como los gráficos de dispersión se han realizado a partir de los datos biométricos obtenidos para los ejemplares de la especie en la Zona Margaritatus de las secciones de Castrovido, Muro de Aguas, Préjano y Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
9,68 (7,49 - 12,38)	8,55 (6,60 - 10,82)	9,33 (7,58 - 11,79)	7,33 (5,40 - 9,68)	4,90 (2,45 - 6,91)	2,43 (1,66 - 3,38)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,49 (4,13 - 7,41)	5,13 (3,58 - 6,37)	25 (20 - 34); 24	4 (2 - 6); 5	0,97 (0,87 - 1,16)	0,79 (0,63 - 0,90)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,66 (0,42 - 0,75)	0,34 (0,25 - 0,58)	1,04 (0,86 - 1,16)	0,95 (0,65 - 1,38)	0,55 (0,39 - 0,65)	0,57 (0,42 - 0,74)

Tabla 43. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=29) de *G. muirwoodae* en la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido.

A	LD	L	E	ED	EV
10,27 (6,33 - 12,63)	8,72 (5,09 - 10,99)	9,45 (6,20 - 11,65)	7,86 (4,23 - 10,62)	5,13 (2,85 - 6,90)	2,78 (1,38 - 3,84)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,77 (1,88 - 7,13)	5,29 (1,58 - 6,91)	22 (14 - 28); 22	4 (2 - 5); 3	0,92 (0,85 - 1,01)	0,83 (0,68 - 1,00)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,65 (0,53 - 0,78)	0,35 (0,22 - 0,54)	1,08 (0,99 - 1,18)	0,95 (0,52 - 2,69)	0,56 (0,25 - 0,69)	0,56 (0,23 - 0,67)

Tabla 44. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=28) de *G. muirwoodae* en la Zona Margaritatus de la sección de Muro de Aguas.

A	LD	L	E	ED	EV
9,07 (4,32 - 15,87)	7,71 (4,03 - 12,49)	8,46 (4,52 - 13,14)	6,63 (1,93 - 11,50)	4,55 (0,96 - 9,26)	2,07 (0,78 - 3,90)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,29 (1,74 - 10,24)	5,11 (0,97 - 9,80)	20 (12 - 32); 18	3,5 (1 - 6); 4	0,94 (0,81 - 1,30)	0,78 (0,43 - 1,06)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,68 (0,49 - 0,86)	0,32 (0,14 - 0,51)	1,07 (0,77 - 1,24)	0,96 (0,44 - 1,60)	0,60 (0,21 - 0,86)	0,59 (0,30 - 0,81)

Tabla 45. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=131) de *G. muirwoodae* en la Zona Margaritatus de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
12,84 (9,37 - 17,20)	11,14 (8,38 - 14,45)	12,13 (9,26 - 16,08)	10,13 (6,86 - 13,49)	8,12 (5,29 - 11,15)	2,01 (1,32 - 3,55)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,34 (5,35 - 9,08)	8,09 (5,65 - 9,81)	24,5 (22 - 28); 24	2,7 (2 - 3); 3	0,93 (0,84 - 1,02)	0,84 (0,74 - 0,89)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,83 (0,65 - 0,87)	0,17 (0,13 - 0,35)	1,07 (0,98 - 1,19)	1,19 (0,91 - 1,26)	0,61 (0,60 - 0,76)	0,48 (0,39 - 0,61)

Tabla 46. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=10) de *G. muirwoodae* en la Zona Margaritatus de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

CASTROVIDO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,83	1,41	1,47	1,27	1,29	0,47	1,17	1,16	3,93	1,17
MURO DE AGUAS									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,51	1,27	1,20	1,33	0,98	0,67	1,17	1,10	3,09	0,84
PRÉJANO									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,24	1,82	1,93	1,85	1,56	0,63	1,41	1,62	3,39	0,97
ALMONACID DE LA CUBA 1									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,40	1,83	2,00	1,94	1,83	0,64	1,20	1,22	2,23	0,49

Tabla 47. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *G. muirwoodae* en las secciones estudiadas.

#### Descripción: caracteres externos

*Gibbirhynchia* de tamaño de pequeño a medio, con valores mínimos de la longitud detectados en la sección de Préjano (4,52 mm, tabla 44) y máximos en Almonacid de la Cuba 1. La anchura es en general mayor que la longitud, y ésta mayor que el espesor (con la excepción de la muestra de Almonacid de la Cuba 1). Análogamente a lo que se observa con los valores de la longitud, también los máximos de anchura y espesor se localizan en los ejemplares de Almonacid de la Cuba 1 y los mínimos en Préjano (figuras 95A y B). Por término medio, la valva dorsal tiene el doble de espesor que la ventral, excepto en Almonacid de la Cuba 1, donde el espesor de la dorsal es cuatro veces superior. El eje de anchura máxima se sitúa generalmente entre la mitad y el último tercio anterior de la longitud.

El contorno es normalmente ovalado, en ocasiones subpentagonal y truncado anteriormente en vista dorsal. Como se puede ver en las tablas dimensionales (tablas 43-46) los valores medios del índice de redondez son siempre menores de 1, lo que indica la presencia de un contorno ovalado en sentido transversal, aunque con tendencia a la circularidad por la proximidad entre los valores de L y A. En relación al perfil lateral, las conchas son moderadamente globosas (índice de globosidad con valores medios de E/L entre 0,7 y 0,8), en general dorsibiconvexas; sin embargo, algunos ejemplares, sobre todo los de menor tamaño, pueden ser casi planoconvexos, siendo en estos casos la valva ventral la de menor convexidad. La valva menor, por el contrario, es bastante gibosa en su región posterior, observándose con frecuencia una elevación muy acusada en el área umbonal.

El nates también es muy globoso y a partir de él la valva ventral, inicialmente convexa, va reduciendo su curvatura hacia la comisura frontal. Pliegue elevado, bien definido, con flancos netos subparalelos. Comisura frontal fuertemente monoplegada desde los primeros estadios ontogenéticos, con seno muy marcado. El pliegue es, en promedio, ligeramente más ancho que alto (figura 95C). Su altura es variable y va aumentando a medida que progresa el crecimiento. La relación H/L es de 0,60 en los ejemplares de Préjano y ligerísimamente más alta en los de Almonacid de la Cuba 1. Sin embargo,

los valores medios de H y L son mucho menores en las muestras de Préjano que en las de Almonacid de la Cuba 1. Esto supone que, para tamaños similares, los ejemplares de Préjano presentan generalmente pliegues más altos. De igual manera, la relación anchura del pliegue/anchura total es ligeramente mayor en las *G. muirwoodae* procedentes del Sector Septentrional, por lo que son también los ejemplares de Préjano los que manifiestan un plegamiento de mayor desarrollo horizontal, aun presentando la menor anchura de todo el lote considerado.

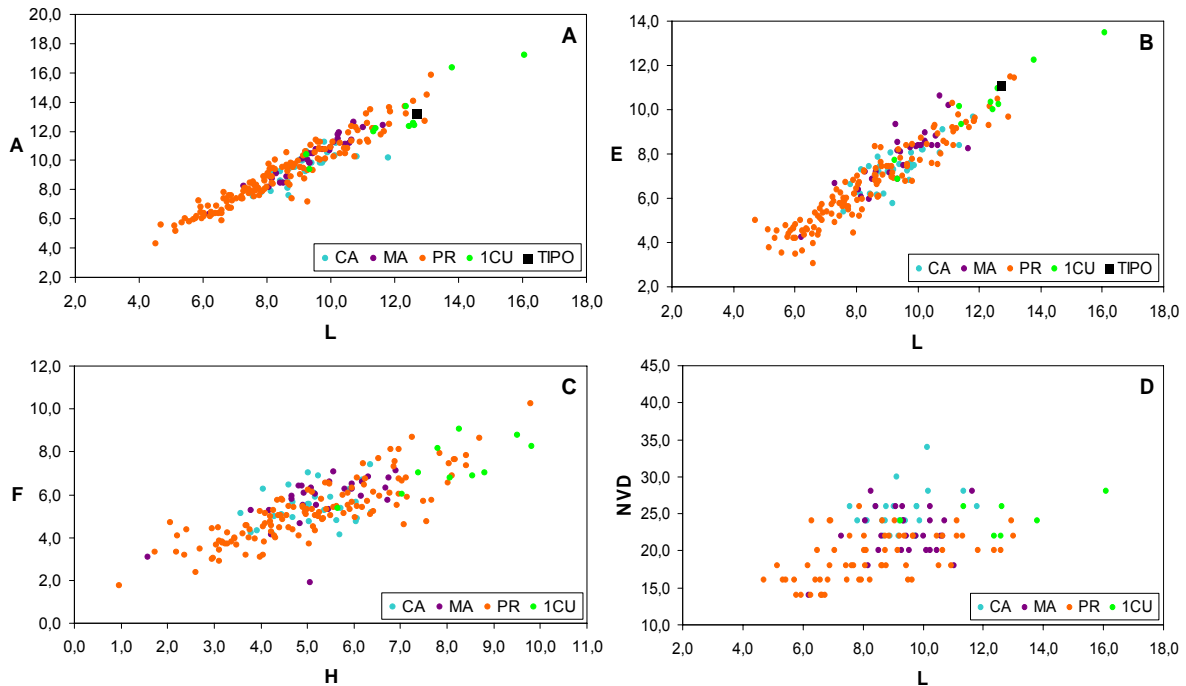


Figura 95. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *G. muirwoodae* (Zona Margaritatus). A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. CA: N=29; MA: N=28; PR: N=131; 1CU: N=10. En negro: dimensiones del tipo.

Costillas de tipo *tetrahedra*, marcadas y recubriendo toda la concha, tal y como se puede apreciar desde las primeras secciones seriadas. Son numerosas en la valva dorsal, normalmente entre 18 y 28 (figura 95D), con valores mínimos de 12 en Préjano y máximos de 34 en Castrovido. El trazado de las costillas varía desde su origen, de manera que son más agudas y gruesas en la parte anterior. No se observa área posterior lisa. En el pliegue aparecen entre 3 y 6 costillas, siendo la moda de 5 para Castrovido, de 4 para Préjano y de 3 para Muro de Aguas y Almonacid de la Cuba 1. El umbo es globoso y poco marcado por lo que en vista lateral es frecuente observar en la parte posterior de la concha el arranque de las dos valvas casi a la vez. El grado de recurvamiento del nates dificulta la observación del foramen que, además, es muy pequeño. Las aristas laterales del umbo están bien definidas.

En la figura 96 se muestra la morfología externa de cuatro ejemplares de *G. muirwoodae* pertenecientes a las secciones en las que esta especie se ha registrado más abundantemente: Muro de Aguas, Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1.



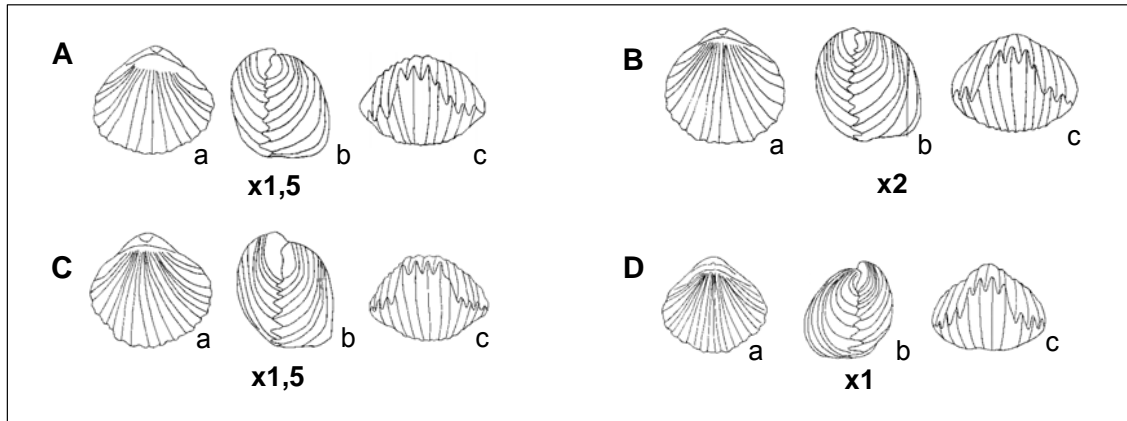


Figura 96. Dibujos realizados con cámara clara de cuatro ejemplares de *G. muirwoodae*. A) MA-186/3 (Zona Margaritatus), con L=10,25 mm, A=11,88 mm y E=8,53 mm; B) PR-433/31 (Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus), con L=8,04 mm, A=9,10 mm y E=7,00 mm; C) CA-260/112 (Zona Margaritatus), con L=10,84 mm, A=11,38 mm y E=8,11 mm; D) 1CU-233/6 (Zona Margaritatus), con L=13,79 mm, A=16,35 mm y E=12,24 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

### Caracteres internos

Se han realizado secciones seriadas de cinco ejemplares. En este apartado se incluyen las de PR-425/4 (figura 97), con sus microfotografías de detalle (figura 98), 1CU-233/10 (figura 99), también con microfotografías (figura 100) y CA-260/55 (figura 101). En el apartado de variabilidad intraespecífica se muestran las secciones seriadas de un ejemplar del nivel PR-433.

Cavidad umbonal ventral subrectangular, aunque en ocasiones su trazado es más bien cuadrado. Cavidades laterales ovaladas, no siempre bien definidas. En el ejemplar PR-425/4 (figura 97) se observa un euseptodium en la valva ventral. Las láminas dentales son robustas y cortas, en general cóncavas hacia las cavidades laterales, estrechas hacia la mitad de su recorrido y más ensanchadas en su parte basal. Collar peduncular corto que aparece esbozado en el ejemplar 1CU-233/10 (figura 99, sección a 0,62 mm del umbo), pero que no se observa en los restantes ejemplares seccionados. Placas deltidiales subhorizontales.

Dientes crenulados en el contacto con las fosetas, cuadrangulares, divergentes al igual que las láminas dentales. Fosetas con la base ligeramente inclinada hacia la parte externa de la valva ventral. El borde interno de la foseta puede llegar a recubrir mucho al diente formando una articulación eficaz. Denticulos bien desarrollados, dirigidos, del mismo modo que las fosetas, hacia el exterior de la valva ventral, con cavidades denticulares profundas. La valva dorsal aparece muy pronto. Las placas septaliales son paralelas entre sí, muy engrosadas y cortas, y se individualizan temprano del septo medio. Definen un septalio poco profundo de base redondeada. Placas

cardinales cóncavas ventralmente, robustas y cortas, bien separadas del borde interno de la foseta. Bases crurales redondeadas.

Septo medio dorsal largo, muy marcado, presente incluso una vez superado el plano de articulación de las valvas, que se mantiene hasta casi el final de la crura. Crura raduliforme, de sección redondeada, ovalada o subtriangular de base arqueada, con terminaciones variables.

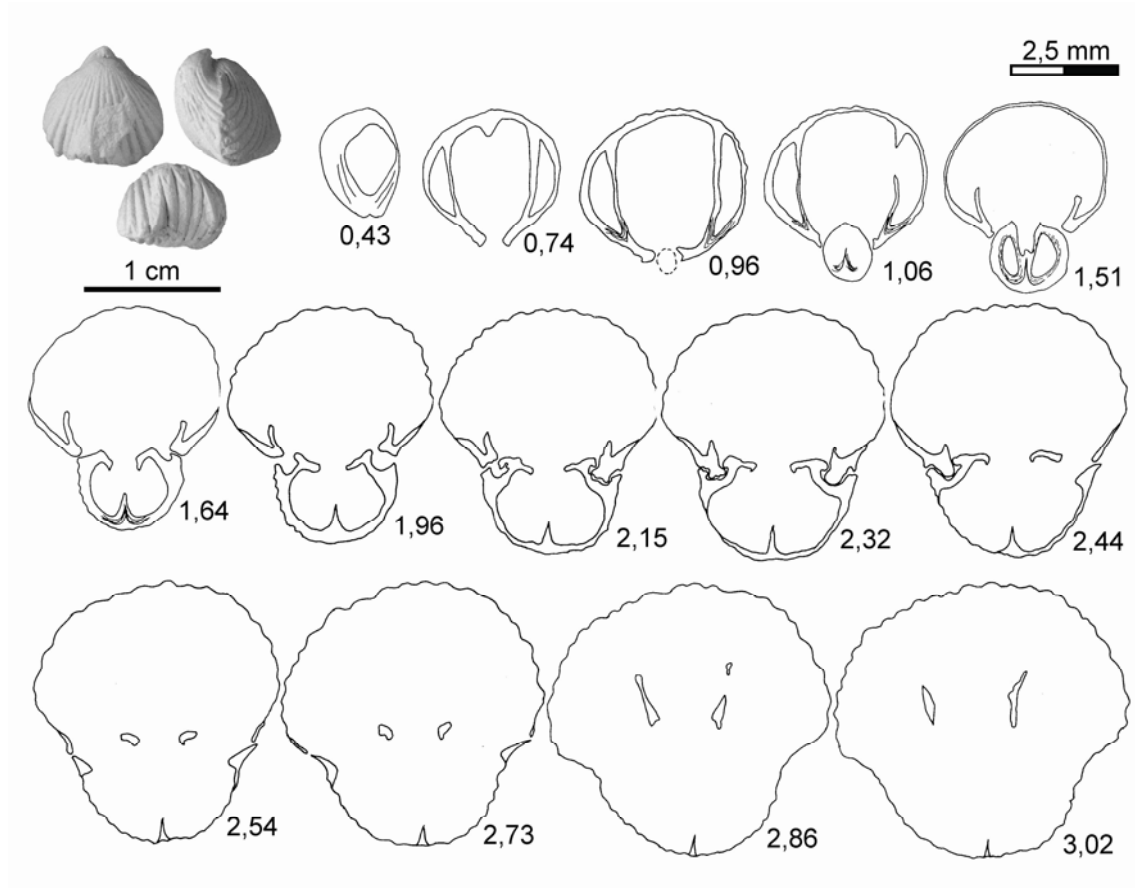


Figura 97. *G. muirwoodae*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-425/4 de la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=8,74, A=8,91, E=6,10.

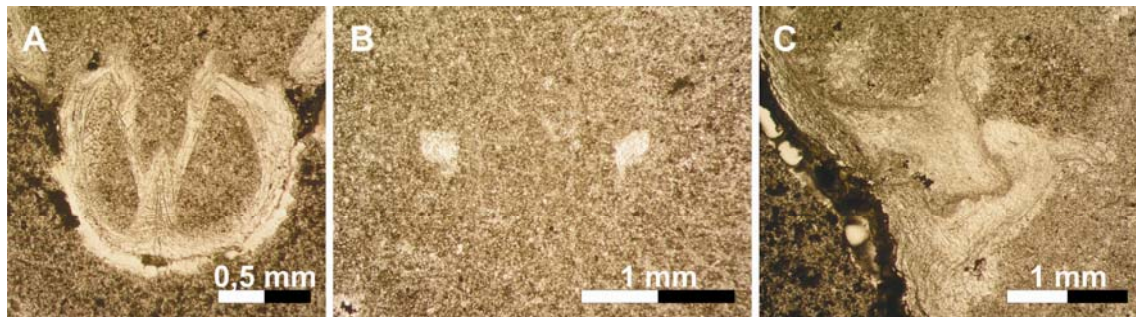


Figura 98. *G. muirwoodae*. Fotografías de detalle de los ejemplares PR-425/4 (A y B) y PR-433/30 (C) de la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). A) Septalio, con placas septaliales gruesas y paralelas entre sí (a 1,51 mm del umbo); B) crura de sección ovalada a 2,73 mm; C) diente crenulado, borde interno de la foseta diferenciado y base crural redondeada a 1,37 mm del umbo.

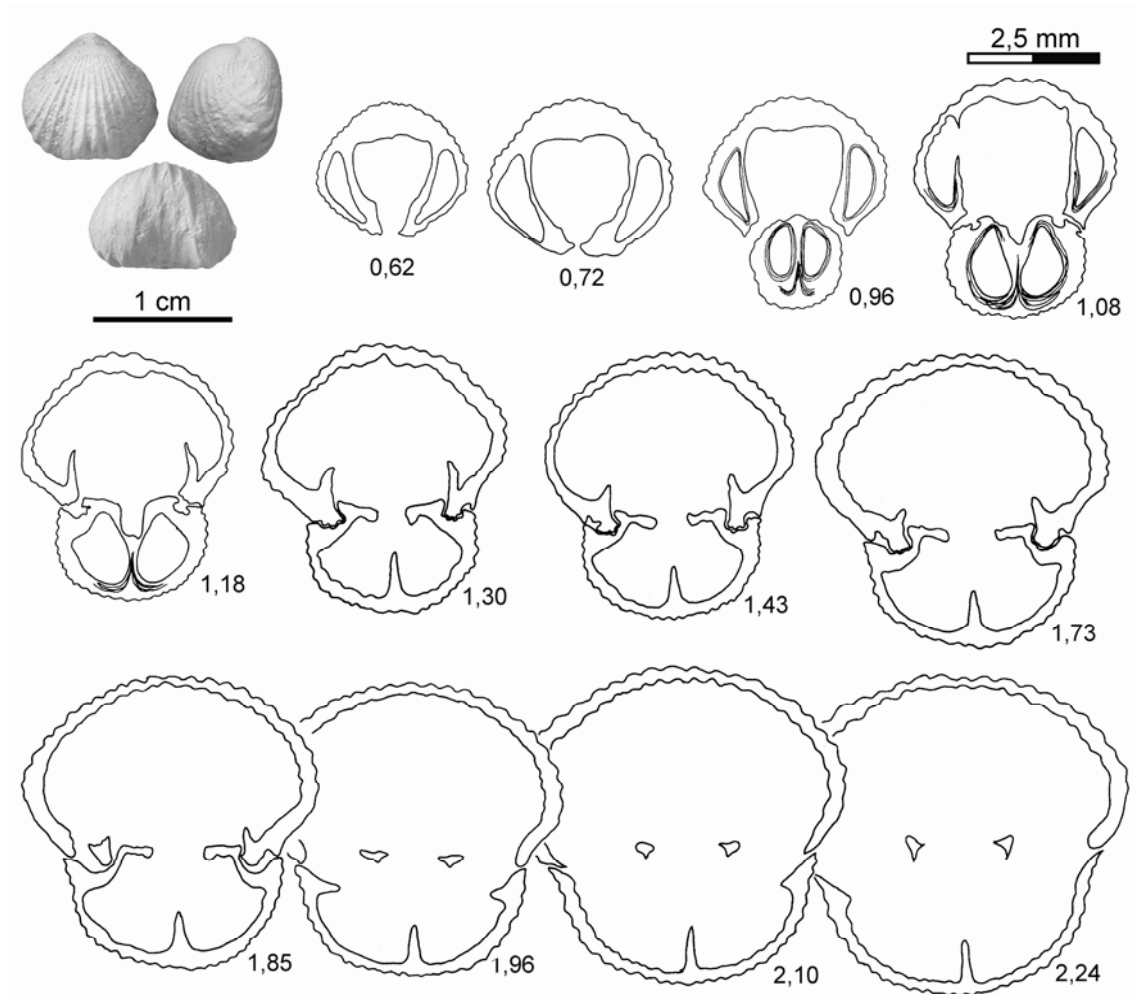


Figura 99. *G. muirwoodae*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 1CU-233/10 de la Zona Margaritatus de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dimensiones principales (en mm): L=9,26, A=10,40, E=7,70.

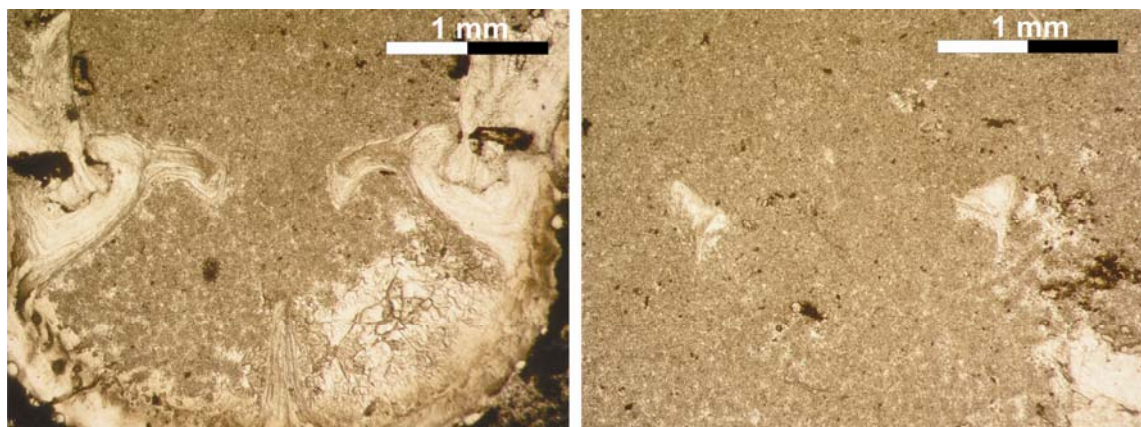


Figura 100. *G. muirwoodae*. Fotografías de detalle del ejemplar 1CU-233/10 (Zona Margaritatus). Izquierda: inserción de los dientes en las foseetas, con el borde interno diferenciado, placas cardinales inclinadas hacia la valva dorsal y septo medio alargado y robusto (a 1,30 mm del extremo posterior de la concha). Derecha: crura subtriangular de base arqueada a 2,24 mm del umbo.

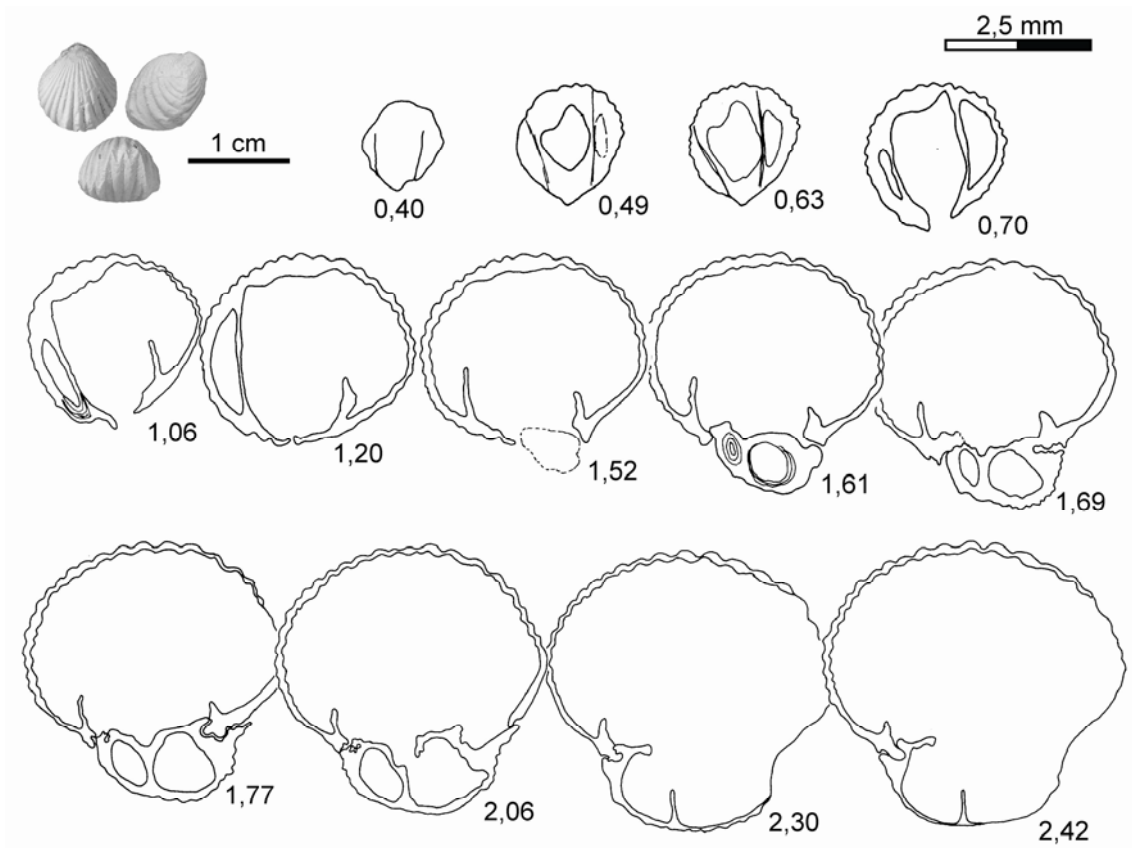


Figura 101. *G. muirwoodae*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar CA-260/55 de la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido. Dimensiones principales (en mm): L=8,72, A=7,72, E=6,51.

#### Variabilidad intraespecífica

El único nivel que ha proporcionado un número significativo de ejemplares de esta especie es el PR-433 (N=36). Se trata de un nivel de calizas de unos 20 cm de espesor en el que los individuos presentan una amplia distribución de tamaños que en principio excluye la posibilidad de transporte. En el Anexo II se incluyen las tablas con los valores medios de las variables medidas en esta población, así como los de la desviación estándar (tablas XXXVI-XXXVII).

En términos generales, la variabilidad intraespecífica observada es pequeña y se relaciona fundamentalmente con el tamaño. Como ya se ha comentado en relación a la morfología externa de esta especie, los ejemplares de Préjano son los que presentan valores más bajos para la longitud, la anchura y el espesor (figuras 102A, B y C). Por lo que respecta a esta población, los valores medios de las variables son incluso algo menores que los calculados para el conjunto de *G. muirwoodae* en la Zona Margaritatus de esta sección, con excepción de la anchura, que no varía.

Los índices de forma definen conchas de globosas a poco globosas (valores del cociente E/L entre 0,6 y 0,9, con más de una decena de ejemplares por debajo de 0,6) y de contorno ovalado lateralmente (valores de L/A por debajo de 1) o con tendencia a la circularidad (valores próximos también a la unidad, figura 102D). Por tanto, esta población muestra los mismos caracteres del perfil lateral y contorno de la concha que los descritos para el conjunto de la especie.

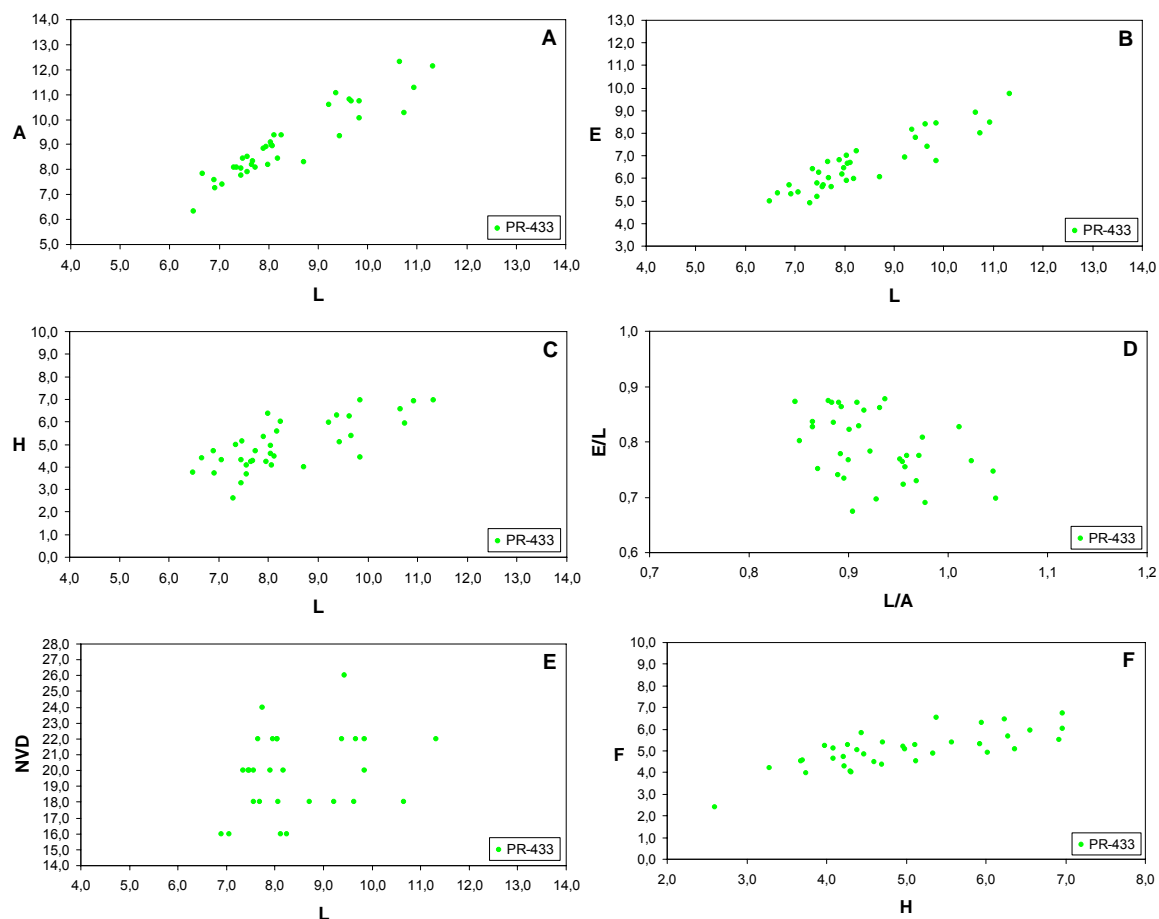


Figura 102. Poblaciones de *G. muirwoodae* correspondientes al nivel 433 (N=36) de Préjano (Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus). A) Variación de la anchura; B) del espesor y C) de la altura del pliegue frontal durante el crecimiento; D) relación entre los índices de redondez y globosidad; E) relación entre el tamaño y el número de costillas de la valva dorsal; F) relación entre la altura y la anchura del pliegue.

El número de costillas en la valva dorsal presenta algo más de variabilidad en comparación con los restantes ejemplares de Préjano, ya que la media se sitúa en 22 costillas, por encima de lo observado en los demás individuos de *G. muirwoodae* (figura 102E). Sin embargo, el número medio de costillas en el pliegue (NP=4) se ajusta a lo descrito. El pliegue es, en general, subrectangular, con valores mayores de la anchura frente a la altura para los individuos de esta población (figura 102F).

La figura 103 ilustra la morfología interna del ejemplar PR-433/30. Los caracteres internos también coinciden con los observados para los restantes ejemplares de la especie.

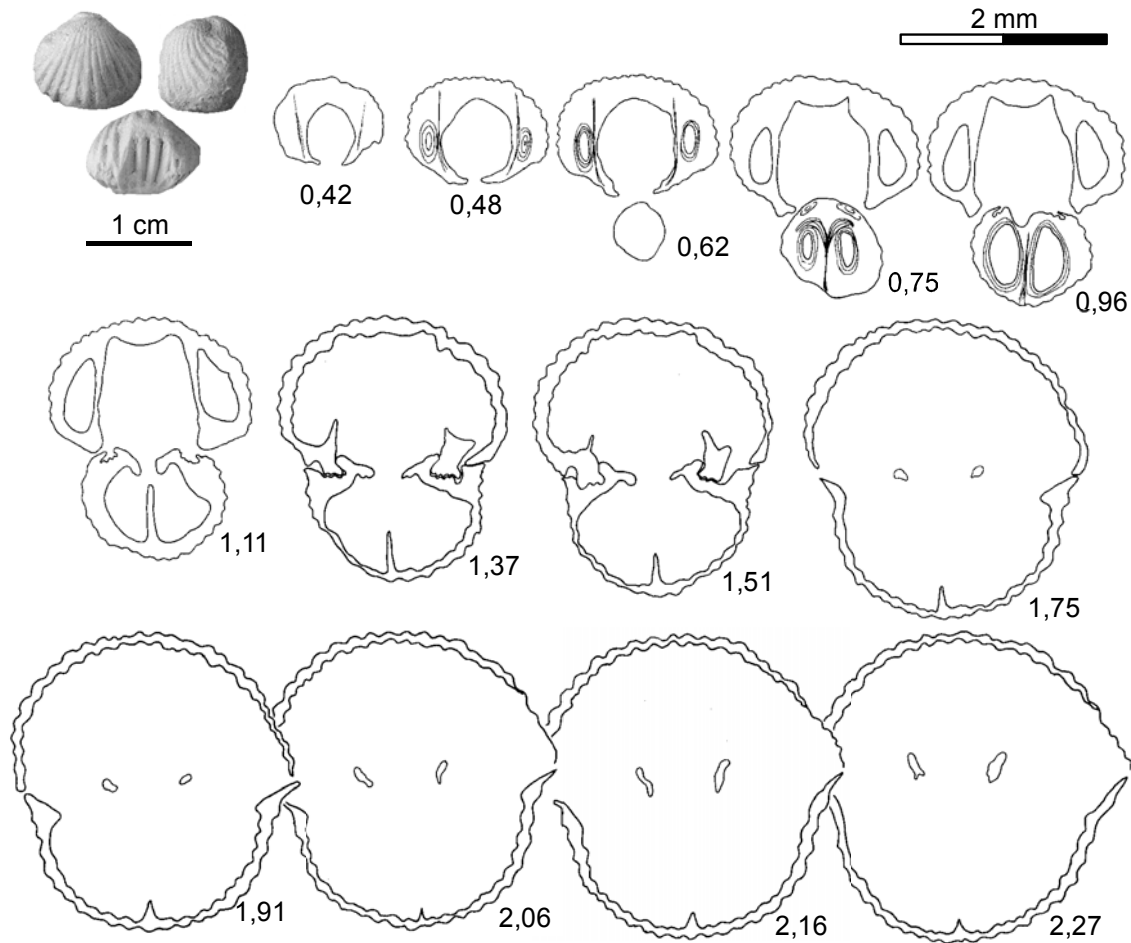


Figura 103. *G. muirwoodae*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar PR-433/30 de la Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus) de la sección de Préjano. Dimensiones principales (en mm): L=9,37, A=11,07, E=8,17.

### Discusión

Hasta la definición de *G. muirwoodae* por AGER (1954) se consideraba que los ejemplares que actualmente se agrupan en esta especie formaban parte de la variabilidad de otra muy próxima morfológicamente y con la que coexiste: *G. amalthei*. Probablemente sea esta la razón por la que *G. muirwoodae* es una especie escasamente citada y figurada en la bibliografía, tal y como se puede observar en su sinonimia.

AGER (1962) señala que *G. muirwoodae* es una forma que muestra muchos caracteres intermedios entre *G. amalthei* y *G. thorncombiensis* (BUCKMAN, 1918). Sin embargo, se diferencia de la primera por presentar en términos generales un pliegue frontal más



elevado y estrecho, menor longitud y anchura, aunque mayor espesor y valores más altos del índice de globosidad (si bien las dos especies poseen conchas globosas con valores del índice E/L comprendidos entre 0,6 y 0,9). Por el contrario, *G. muirwoodae* y *G. amalthei* presentan valores similares de los índices de redondez y del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue. En relación a *G. thorncombiensis*, *G. muirwoodae* difiere por la posición del eje de anchura máxima (cercano al borde anterior de la concha en *G. thorncombiensis* y en posición central o ligeramente desplazado hacia la región anterior en *G. muirwoodae*) y por el diferente grado de convexidad de las valvas.

Esta especie ha sido incluida en la sinonimia de *G. liasica* (REYNÈS, 1868) por REVERT (1969, págs. 28 y 85) en su trabajo sobre braquiópodos del Lías medio de las Causses, si bien en años posteriores el mismo autor (REVERT, 1978, pág. 95) plantea la posibilidad de que las afinidades entre ambas especies obedezcan a una convergencia evolutiva. En nuestra opinión, *G. muirwoodae* presenta mayor densidad de costulación, un nates globoso y poco prominente, un umbo dorsal algo *giboso*, un plegamiento más tendido (con valores mayores de F) y una valva dorsal más convexa, mientras que *G. liasica* es de menor tamaño y presenta la máxima convexidad en el primer tercio anterior de su longitud, lo que se traduce en un pliegue más elevado que *G. muirwoodae*.

En referencia al holotipo definido por AGER (1954), presenta dimensiones algo mayores que las de nuestro material, si bien encaja en la distribución general de las nubes de puntos L-A y L-E (figuras 95A y B).

#### Distribución geográfica y estratigráfica

*G. muirwoodae* se ha citado en muy pocas cuencas, hasta el momento todas europeas. Es frecuente en Alemania, Reino Unido y España.

Todos los autores citan esta especie en la parte media de la Zona Margaritatus, con excepción de REVERT (1971), que la sitúa en las subzonas Salebrosum y Spinatum (Domeriense VIb y VII de MATTEI, 1971). GOY *et al.* (1984) y SOLER & COMAS-RENGIFO (1987) la registran en las zonas Stokesi y Margaritatus de la Cordillera Ibérica. COMAS-RENGIFO *et al.* (2008) y COMAS-RENGIFO & GOY (2010) la sitúan en la Zona Margaritatus (subzonas Subnodosus y Gibbosus) en los afloramientos de la costa asturiana.

En las secciones estudiadas *G. muirwoodae* se ha encontrado desde la Subzona Subnodosus hasta la Subzona Gibbosus de la Zona Margaritatus, distribución coincidente con la dada en la cuenca asturiana. Está presente en tres secciones del

Sector Septentrional (Préjano, donde es muy abundante, Castrovido y Muro de Aguas), en una de la Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1) y en otra de la Rama Castellana (La Ventosa del Ducado).

### ***Gibbirhynchia cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY, 2009**

Tablas 48-50; figuras 104-108

Lámina 12, figuras 20-28

1987. *Gibbirhynchia* sp. SOLER & COMAS-RENGIFO, pág. 437.  
 2000. *Gibbirhynchia* sp. nov. GARCÍA JORAL & GOY, fig. 2.  
*pars* 2000. *Gibbirhynchia tiltonensis* AGER. ALMÉRAS & FAURÉ, pág. 157, lám. 16, figs. 8-9.  
 2002. *Gibbirhynchia tiltonensis* AGER. ALMÉRAS & BECAUD, pág. 22, lám. 1, fig. 8.  
 2008. *Gibbirhynchia cantabrica* sp. nov. COMAS-RENGIFO, GARCÍA JORAL, GOY & RODRIGO, pág. 261.  
 2009. *Gibbirhynchia cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY, fig. 3, 1-4.  
 2010. *Gibbirhynchia cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY. COMAS-RENGIFO & GOY, pág. 12.

Diagnosis original (GARCÍA JORAL & GOY, 2009, pág. 263)

*Gibbirhynchia* de pequeño tamaño (generalmente entre 7 y 10 mm), biconvexa, con la valva dorsal moderadamente gibosa. La anchura es algo mayor que la longitud y el espesor, siendo estas dos últimas magnitudes casi equidimensionales. Pliegue marcado con entre 3 y 5 costillas. Densidad de costulación alta, con entre 18 y 32 costillas en cada valva, siendo más frecuente encontrar un promedio de 25-26. Nates curvado, con un foramen redondeado y placas deltidiales disjuntas. Septalio poco profundo, placas cardinales subparalelas. Crura raduliforme y septo medio muy largo.

#### Ejemplar tipo

Tiene categoría de holotipo y ha sido definido recientemente por GARCÍA JORAL & GOY (2009, pág. 258, fig. 3, ejemplar 1). Procede de la Zona Tenuicostatum (Subzona Paltum) del Toarciense Inferior de la sección de Rodiles Oeste (Asturias). Sus dimensiones son: L=8,66 mm, A= 10,08 mm y E=7,83 mm.

#### Material estudiado

Se han clasificado 47 ejemplares recogidos en las secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2, habiéndose medido cerca del 83% de todo el material recolectado.

SECCIÓN	LOCALIZACIÓN	CLASIFICADOS	MEDIDOS
Almonacid de la Cuba 1 (1CU)	Rama Aragonesa	6	4
Almonacid de la Cuba 2 (2CU)	Rama Aragonesa	41	35

#### Dimensiones

En la tabla 48 se indican las dimensiones de los cuatro ejemplares de Almonacid de la Cuba 1 que se han podido medir. No se han incluido en las tablas generales debido a



su baja representatividad, si bien sí se integran en los gráficos de dispersión del apartado de descripción del material con objeto de ofrecer una aproximación de la variabilidad general de la especie. En las tablas 49 y 50 se indican los valores medios de las variables y la desviación estándar de los ejemplares de Almonacid de la Cuba 2.

	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1CU-291/2	11,94	11,06	11,60	9,89	6,17	3,72	7,48	6,00	22	3
1CU-291/3	9,94	8,73	9,85	6,23	3,44	2,79	5,74	4,80	22	3
1CU-291/4	11,19	9,49	10,17	7,37	4,62	2,75	6,95	6,19	24	3
1CU-291/5	11,66	10,58	11,10	9,08	5,72	3,36	6,36	7,08		

Tabla 48. Dimensiones de los ejemplares de *G. cantabrica* de la Zona Spinatum en la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
8,70 (5,50 - 11,71)	7,58 (5,51 - 9,57)	8,32 (6,35 - 10,08)	6,36 (3,80 - 8,72)	4,42 (2,39 - 6,96)	1,90 (1,05 - 3,09)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
4,72 (2,27 - 6,46)	4,71 (1,69 - 7,26)	23 (18 - 27); 22	3 (3 - 5); 3	0,96 (0,85 - 1,15)	0,76 (0,60 - 0,87)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,69 (0,51 - 0,82)	0,31 (0,18 - 0,49)	1,04 (0,87 - 1,18)	1,00 (0,66 - 1,34)	0,56 (0,27 - 0,72)	0,54 (0,29 - 0,69)

Tabla 49. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=35) de *G. cantabrica* en la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2.

ALMONACID DE LA CUBA 2									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,19	0,94	0,93	0,97	1,03	0,49	0,98	1,19	2,42	0,85

Tabla 50. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas de *G. cantabrica* en la sección estudiada.

#### Descripción: caracteres externos

*G. cantabrica* es un rinconélido de pequeño tamaño en el que se cumple la relación  $A > L > E$ . En los ejemplares estudiados, el valor máximo alcanzado para la longitud es de 11,60 mm en Almonacid de la Cuba 1 y de aproximadamente 10 mm en Almonacid 2 (tablas 48 y 49). En los gráficos que relacionan la longitud con la anchura (figura 104A) se aprecia que dos de los ejemplares de Almonacid 1 son de mayor tamaño que los de Almonacid 2; los dos restantes presentan, con la misma longitud, valores menores de la anchura. El promedio de la longitud se sitúa entre los 7,5 y los 9,5 mm y el de la anchura entre los 7 y los 9 mm. Por lo que se refiere a la relación L-E (figura 104B), los valores medios del espesor se concentran entre los 5 y los 7 mm. Los dos ejemplares más grandes de Almonacid 1 son también los que presentan mayor espesor, si bien se observa que los otros dos poseen un espesor bajo en relación a su longitud, que está en torno a los 10 mm. En términos generales, la anchura y el espesor aumentan a medida que lo hace el crecimiento de las conchas.

La mayor anchura frente a la longitud define un contorno ligeramente ovalado en vista dorsal. Por lo que se refiere al perfil lateral, el bajo espesor de las valvas en relación a su tamaño determina que las conchas sean moderadamente globosas, y biconvexas, concentrándose la mayor convexidad en la región umbonal ventral, lo que confiere a esta región de la valva un aspecto ligeramente *giboso*. El eje de anchura máxima está

situado, bien hacia la mitad de la longitud total de la concha, bien algo desplazado hacia la región anterior.

El pliegue dorsal está bien desarrollado y aparece aproximadamente al mismo nivel que el eje de anchura máxima. Su morfología es levemente rectangular, con mayor anchura que altura (figura 104C). Algunos ejemplares de pequeño tamaño muestran pliegues elevados. Los valores medios de la relación altura del pliegue/longitud total de la concha y anchura del pliegue/anchura total son muy similares (0,56 y 0,54, respectivamente) e indican que las dimensiones de F y H suponen, aproximadamente, la mitad de la longitud y anchura totales de las conchas.

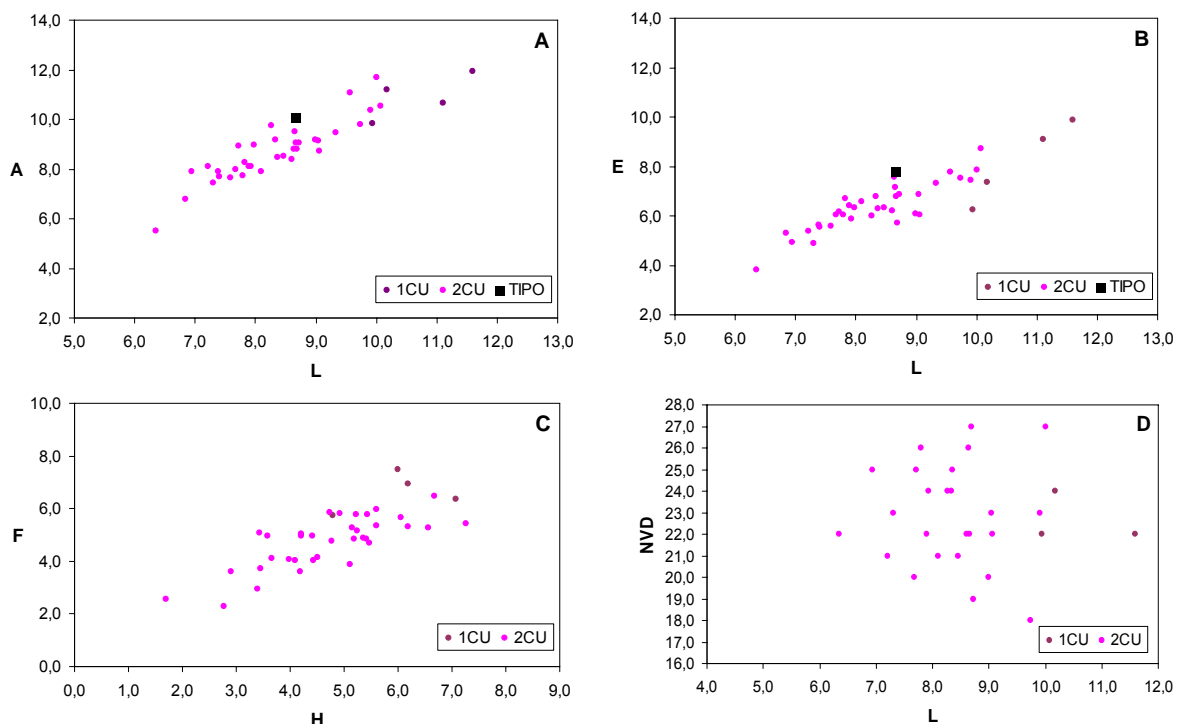


Figura 104. Gráficos de dispersión para todos los ejemplares de *G. cantabrica* estudiados en la Zona Spinatum de las secciones de Almonacid de la Cuba 1 (N=4) y Almonacid de la Cuba 2 (N=35). A) Relación longitud/anchura; B) relación longitud/espesor; C) relación altura/anchura del pliegue y D) relación longitud/número de costillas en la valva dorsal. En negro: dimensiones del tipo.

Comisura frontal monoplegada, con flancos bien definidos y ligeramente convergentes. Las costillas son redondeadas, con una media de 23 en la valva dorsal (y moda de 22) y de 3 en el pliegue e idéntica moda. Se dibujan sobre toda la superficie de la valva sin observarse por tanto una zona posterior lisa. El nates es muy globoso e incurvado, con aristas laterales muy bien definidas. El foramen es circular.

Todas las variables medidas muestran valores muy bajos de la desviación estándar (con excepción del número de costillas en la valva dorsal), lo que indica que existe una baja dispersión de los datos en torno a los valores promedio.

La figura 105 ilustra la morfología externa de algunos ejemplares de *G. cantabrica* estudiados en Almonacid de la Cuba 2.

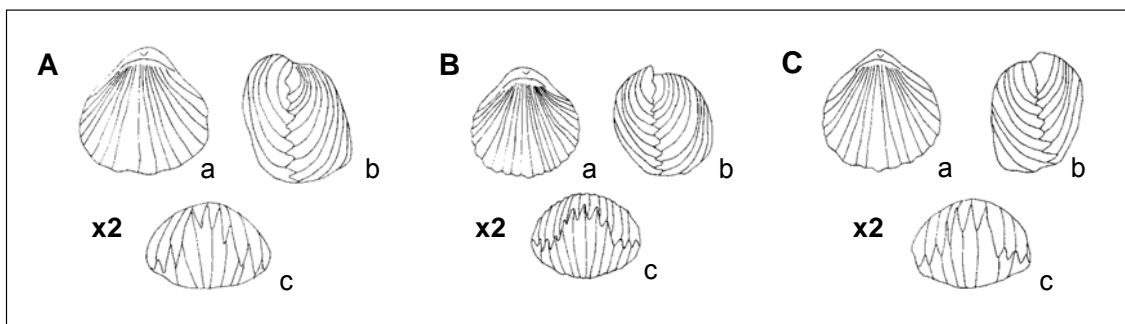


Figura 105. Dibujos realizados con cámara clara de tres ejemplares de *G. cantabrica* procedentes de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. A) 2CU-8/3, con L=9,06 mm, A=8,73 mm y E=6,05 mm; B) 2CU-10/7, con L=7,79 mm, A=7,72 mm y E=6,04 mm; C) 2CU-12/4, con L=8,46 mm, A=8,53 mm y E=6,35 mm. En todos los dibujos, a, b y c corresponden a las vistas dorsal, lateral y frontal, respectivamente.

### Caracteres internos

Para el estudio de la morfología interna, se han realizado secciones seriadas de los ejemplares 2CU-10/5 (figura 106) y 2CU-8/1 (figura 107).

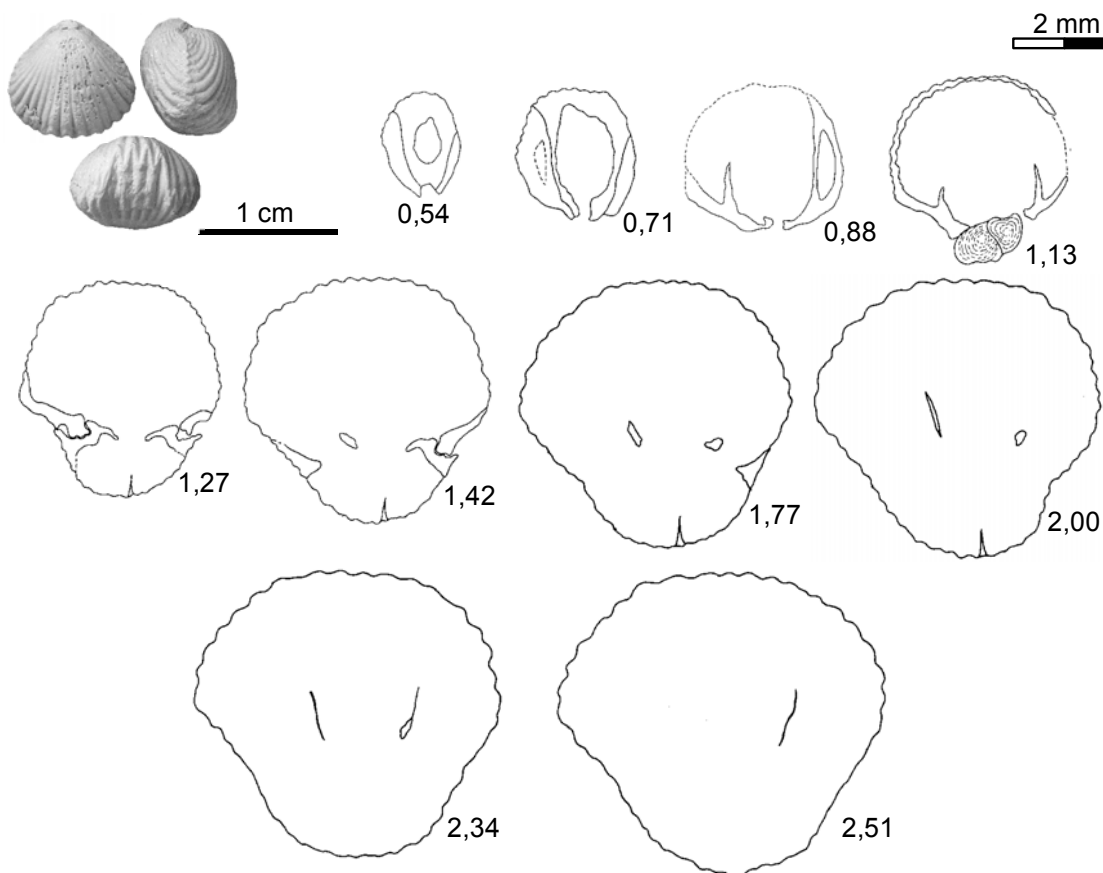


Figura 106. *G. cantabrica*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 2CU-10/5 de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. Dimensiones principales (en mm): L=8,33, A=9,18, E=6,77.

Presencia de collar peduncular muy corto en el ejemplar 2CU-10/5 (figura 107). Cavity umbonal ventral de ovalada a redondeada. Cavidades laterales ovaladas delimitadas por láminas dentales subparalelas y cóncavas en la zona terminal, que se hacen gruesas hacia la parte posterior y más finas hacia la región anterior. Placas deltoidales disjuntas. Dientes crenulados y bien desarrollados. Su trazado no sigue el de las láminas dentales sino que es convergente hacia la valva dorsal. Dentículos gruesos, cortos y romos.

Placas septaliales gruesas y de escaso desarrollo en longitud. Definen un septalio estrecho, en forma de V, de base redondeada. Placas cardinales estrechas, recurvadas hacia la valva dorsal y muy poco diferenciadas de los bordes internos de las fosetas, que recubren mucho a los dientes. Las fosetas son cuadrangulares y fuertemente crenuladas, como la parte basal de los dientes. Fosetas accesorias muy anchas y aplanadas. Septo medio largo, que se mantiene casi hasta el final de las cruras. Bases crurales de sección ovalada. Crura raduliforme con una gran proyección en el interior de la valva ventral. Terminaciones triangulares de las láminas crurales, que se alargan en sentido dorsoventral.

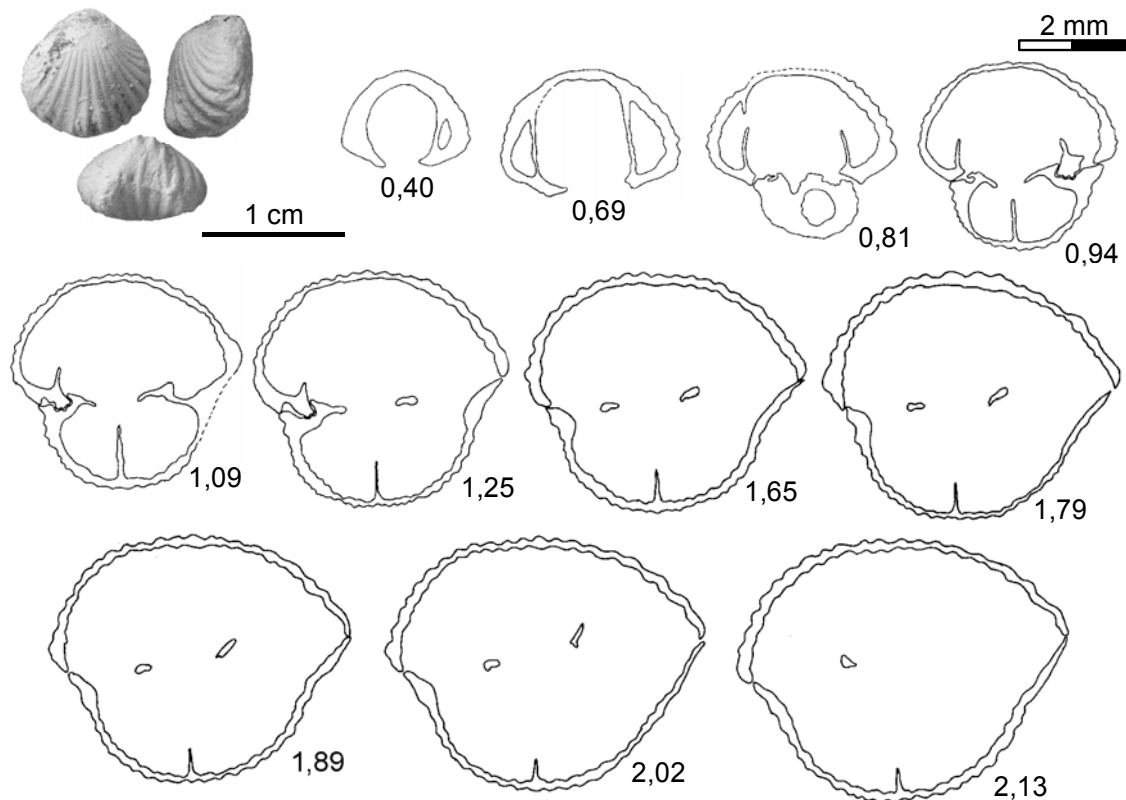


Figura 107. *G. cantabrica*. Las fotografías y las secciones seriadas corresponden al ejemplar 2CU-8/1 de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) de la sección de Almonacid de la Cuba 2. Dimensiones principales (en mm): L=8,99, A=9,19, E=6,10.

En la siguiente figura se muestran microfotografías realizadas bajo lupa binocular de algunos elementos morfológicos internos de los ejemplares 2CU-10/5 (figuras 108A y B) y 2CU-8/1 (figura 108C).

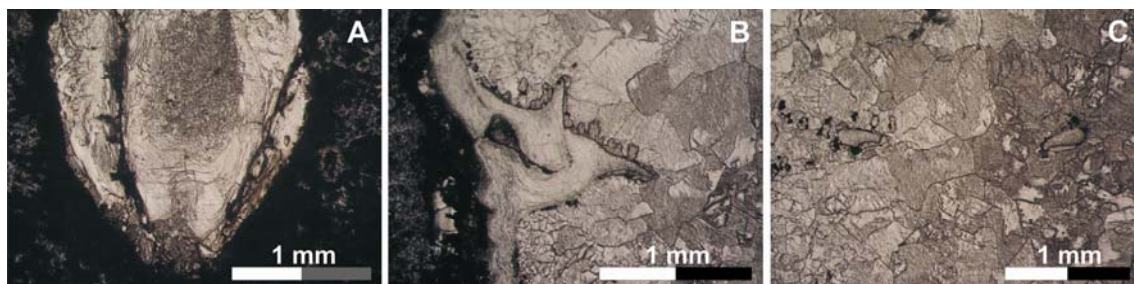


Figura 108. *G. cantabrica*. Fotografías de detalle de los ejemplares 2CU-10/5 (A) y 2CU-8/1 (B y C) de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). A) Aspecto del collar peduncular a 0,54 mm del umbo; B) diente cardinal, dentículo, foseta y foseta accesoria a 1,25 mm del umbo; C) bses crurales de sección ovalada a 1,65 mm del umbo.

#### Variabilidad intraespecífica

En las secciones estudiadas no se ha encontrado ningún nivel con más de 25 ejemplares concentrados en “nidos”. Sin embargo, podemos observar variaciones en relación a algunos caracteres entre el conjunto total de individuos, como la anchura máxima o la altura del pliegue, no siempre dependientes de la longitud de la concha; el grado de convexidad del nates (comparar en la lámina 12, por ejemplo, las figuras 25a-c y 30a-c) o el número de costillas en la valva dorsal.

#### Discusión

*G. cantabrica* se ha incluido en la variabilidad de *G. tiltonensis* AGER, 1954 (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). Como señalan GARCÍA JORAL & GOY (2009), en el trabajo de estos autores franceses se figuran cuatro ejemplares (lám. 16, figs. 6-9) atribuidos a la especie de AGER (1954), si bien las figuras 8 y 9 parecen corresponder a *G. cantabrica*. En efecto, su reducido tamaño, el desarrollo temprano del pliegue, la densidad de costulación mayor y los valores próximos de longitud, anchura y espesor que definen conchas prácticamente equidimensionales son criterios suficientes para separar ambas especies (GARCÍA JORAL & GOY, 2009).

Al igual que otras especies del género características de la Zona Spinatum como *G. gibbosa* BUCKMAN, 1918 o, especialmente, *G. micra* AGER, 1954, *G. cantabrica* es una forma de pequeño tamaño. Se diferencia de la primera por presentar un contorno menos circular, derivado de una menor globosidad de las valvas, así como por un tamaño más pequeño y un pliegue que en vista frontal se eleva bastante en relación a la valva dorsal. El plegamiento de *G. cantabrica*, sin embargo, se asemeja más al de *G. micra*, si bien se diferencia de esta última especie por la mayor globosidad de las

valvas y la fuerte convexidad que afecta al nates y que confiere a las conchas un aspecto *giboso*.

En relación a nuestro material, las principales diferencias que encontramos con los ejemplares estudiados por GARCÍA JORAL & GOY (2009) se refieren exclusivamente al número de costillas, que es menor en nuestros ejemplares. El promedio para esta variable es de 23, con valores mínimos de 18 y máximos de 27, y la moda de 22, mientras que en el material de las cuencas de Asturias y Vasco-Cantábrica estudiado por los autores mencionados, el número mínimo de costillas es de 17 y el máximo de 32, concentrándose la mayoría de los ejemplares en el intervalo de 25-26 costillas.

GARCÍA JORAL & GOY (2009) sugieren que las afinidades morfológicas entre estas tres especies pueden ser el reflejo de una relación filogenética, de tal modo que bien *G. gibbosa*, bien *G. micra* serían la especie de la que derivaría *G. cantabrica*.

#### Distribución geográfica y estratigráfica

Hasta el momento se ha citado únicamente en el norte de España (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; GARCÍA JORAL & GOY, 2009, 2010; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010). En la Cordillera Ibérica es mucho menos abundante y sólo se conoce en algunas secciones de la parte más septentrional de la Rama Aragonesa.

*G. cantabrica* se registra en las zonas Spinatum y Tenuicostatum, no superando nunca esta última zona (GARCÍA JORAL & GOY, 2009).

En este trabajo, *G. cantabrica* se ha encontrado en la Zona Spinatum de las secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2 (Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica).

## 5.6 ASPECTOS EVOLUTIVOS

Desde el trabajo de AGER *et al.* (1972) en el que se aborda de manera detallada una revisión de todos los géneros mesozoicos de rinconélidos estableciéndose una serie de líneas filogenéticas que precisan las relaciones evolutivas entre las diferentes superfamilias del grupo, no existen apenas publicaciones que traten esta temática. Ni siquiera en la revisión del último *Treatise* se incluye un capítulo que contemple aspectos relacionados con la evolución de los braquiópodos. Únicamente MANCEÑIDO & OWEN (2001) proponen un esquema evolutivo general de las superfamilias de rinconélidos a partir del estudio de los tipos de crura que coincide parcialmente con el expuesto por AGER *et al.* (1972). Si bien el propósito de esta memoria no es profundizar en las relaciones de parentesco existentes entre los rinconélidos dado el

corto intervalo de tiempo estudiado, en este apartado se pretende exponer el estado actual de conocimientos sobre la filogenia de las superfamilias consideradas.

La Superfamilia Wellerelloidea comprende representantes de cuatro linajes que persisten desde el Paleozoico (Xu, 1990). Uno de ellos da lugar a la Familia Wellerellidae, de la que deriva la Subfamilia Cirpinae, en la que se integra el género *Cirpa*. En la actualidad se acepta que los miembros de esta subfamilia, cuyo registro abarca desde el Triásico Medio hasta el Jurásico Inferior, derivan de los Wellerellidae del Carbonífero Superior-Pérmico (AGER *et al.*, 1972). Estos autores postulan que el género *Cirpa* provendría de la línea filética de *Calcirhynchia*, presente ya en el Rhetiense, a través de las formas sinemurienses de *?Squamirhynchia*; sin embargo, esta hipótesis debería revisarse tras la exclusión de *?Squamirhynchia* de la Familia Wellerellidae de acuerdo con la última revisión del *Treatise* (ver tabla 1, pág. 56).

La Superfamilia Rhynchonelloidea incluye en la actualidad al género *Furcirhynchia* dentro de la Subfamilia Davanirhynchiinae. Según AGER *et al.* (1972), los ancestros del grupo se encontrarían entre los Camarotoechiinae del Paleozoico. Sin embargo, MANCENIDO & OWEN (2001) plantean la posibilidad de que las relaciones de parentesco de esta superfamilia se establezcan a partir de dos grupos de rinconélidos devónicos.

La Superfamilia Hemithiridoidea incluye los géneros *Gibbirhynchia*, *Tetrarhynchia*, *Quadratirhynchia* y *?Squamirhynchia* repartidos en dos familias y tres subfamilias. A partir del estudio de los caracteres internos y externos de los representantes de la superfamilia, MANCENIDO & OWEN (2001) postulan que los Tetrarhynchiidae derivan de los Trigonirhynchiidae del Paleozoico. Asimismo, los Tetrarhynchiinae constituyen un grupo dentro del que diferencian tres subfamilias, entre las que se encuentra Gibbirhynchiinae, de tal modo que el género *Gibbirhynchia* derivaría de la línea filética que incluye *Tetrarhynchia* y *Quadratirhynchia*. Los ancestros paleozoicos de los Cyclothyrididae, familia en la que se encuentra *?Squamirhynchia*, son bastante inciertos, si bien AGER *et al.* (1972) proponen a los Camarotoechiinae (el mismo grupo basal del que derivan los rinconeloideos).

En el trabajo recientemente publicado por MANCENIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010) se establecen las relaciones entre macro y micromorfología de las conchas de los rinconélidos postpaleozoicos a partir del estudio de los tipos de crura y de la microestructura de la capa secundaria de la pared de la concha, proponiendo una correspondencia a escala de superfamilia utilizando ambos caracteres (tabla 51). Según su modelo se distinguen cuatro grupos que incluyen los tipos de crura definidos hasta el momento: septifal (septiforme, hamiforme, subfalciforme y falciforme), raducal (calcariforme, canaliforme y raduliforme), arcual (arcuiforme y spinuliforme) y

ensimergal (ensiforme y mergiforme). La denominación de los grupos se establece a partir de la contracción de los tipos que incluyen, de tal forma que por ejemplo el término raducal hace referencia a raduliforme + canaliforme + calcariforme.

Por lo que se refiere a la microestructura, a partir del estudio de la pared de las conchas con microscopía electrónica de barrido (SEM) distinguen dos patrones en la capa secundaria: el denominado leptinoide, caracterizado por fibras finas normalmente anisométricas con forma de yunque, y el eurinoide, con fibras gruesas de tamaño similar y contorno rómbico.

PATRÓN MICROESTRUCTURAL DE LA CAPA SECUNDARIA	CARACTERÍSTICAS	TIPOS DE CRURA ASOCIADAS		SUPERFAMILIAS
EURINOIDE	Fibras gruesas de anchura comprendida entre 30-150µm y espesor entre 10-70µm . Generalmente isométricas, contorno típicamente rómbico, a veces subcuadrado, rectangular o subpoligonal	SEPTIFAL	Falciforme Subfalciforme Septiforme Hamiforme	Pugnacoidea Wellerelloidea Norelloidea
		ARCUAL	Arcuiforme Spinuliforme	
LEPTINOIDE	Fibras finas de anchura comprendida entre 5-40µm y espesor entre 2-10µm . Generalmente anisométricas, contorno en forma de yunque, a veces rómbico o subhexagonal	RADUCAL	Raduliforme Canaliforme Calcariforme	Rhynchonelloidea Hemithiridoidea Rhynchotremaoidea Dimerelloidea
		ENSIMERGAL	Mergiforme Ensiforme	

Tabla 51. Relación entre patrones microestructurales de la concha y tipos de crura en los rinconélidos. Modificado de MANCENIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010).

Los tipos de crura de los taxones estudiados se incluyen en los grupos raducal y septifal, por lo que sólo se hará mención a ambas tipologías. Las crura de tipo raducal están típicamente presentes en las superfamilias Rhynchonelloidea y Hemithiridoidea. La raduliforme (larga, con forma de varilla y curvada en forma de gancho) es la más extendida, y la canaliforme (curvada anteriormente y doblada en sentido longitudinal, con forma de canal) es distintiva de la familia Cyclothyrididae. En la actualidad existe un amplio consenso en considerar las crura raduliforme como el tipo básico del que derivaron las demás (AGER, 1965a; DAGYS, 1968, 1974; AGER *et al.*, 1972; SHI & GRANT, 1993; MANCENIDO & OWEN, 2001; MANCENIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA, 2010). Las crura de tipo septifal se conocen en las superfamilias Pugnacoidea y Wellerelloidea. El género paleozoico *Pugnax* HALL & CLARKE, 1893 se considera el



ancestro no especializado de la condición septifal del que derivaron dos tendencias evolutivas (MANCEÑIDO & OWEN, 2001): una da lugar a la crura septiforme, con láminas crurales cortas y subverticales que se observan en los miembros de la Superfamilia Pugnacoidea, y otra a la crura hamiforme, característica por su forma de anzuelo o de coma y típica de la Superfamilia Wellerelloidea (figura 109).

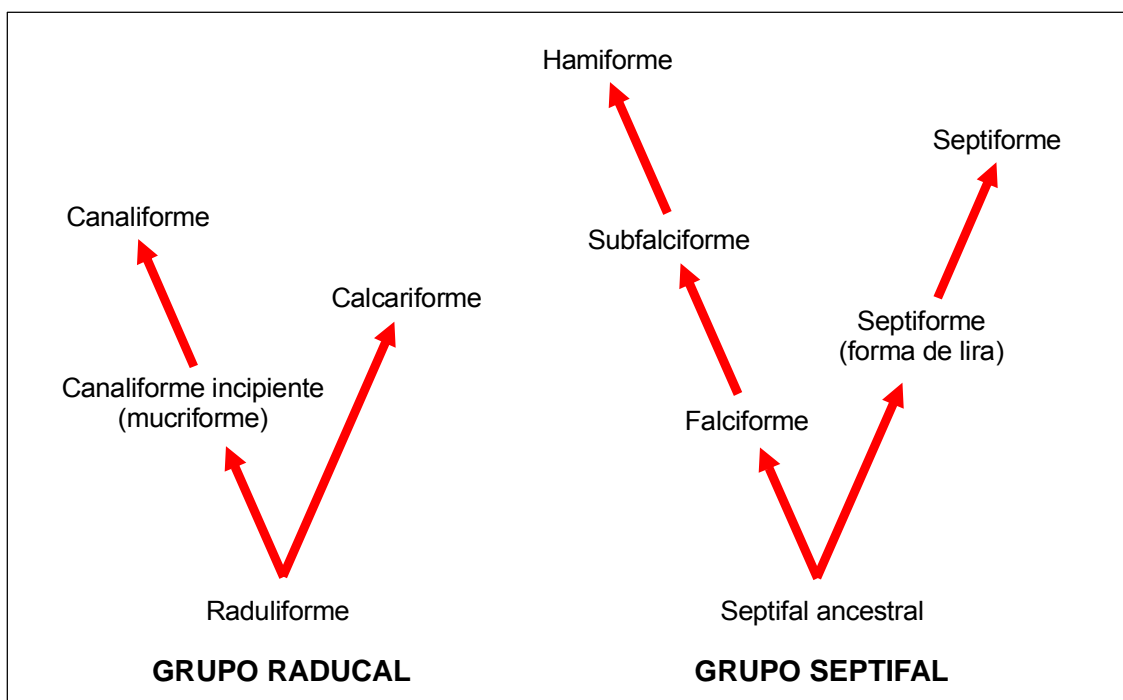


Figura 109. Relaciones entre los tipos de crura de los grupos raducal y septifal. Modificado de MANCEÑIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA, 2010.

Con relación a la microestructura, el patrón leptinoide es muy similar al conocido en terebratúlidos (WILLIAMS, 1968; MCKINNON & WILLIAMS, 1974), en la mayoría de espiriféridos (MCKINNON, 1974) y en atíridos (ÁLVAREZ, 1990). Por esta razón, MANCEÑIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010) sugieren que este carácter podría representar una plesiomorfía. Y, a la inversa, la condición eurinoide podría sugerir un estado apomórfico ya que muestra muchas similitudes con el patrón de un grupo de atíridos altamente especializado, los konickinoideos (MCKINNON, 1974). Esbozadas estas relaciones entre microestructura y tipo de crura, MANCEÑIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010) prevén que estudios posteriores podrán demostrar que aquellos grupos de rinconélidos con crura del grupo septifal poseerán características microestructurales de tipo eurinoide, mientras que aquellos que presenten crura raducal es más probable que presenten un diseño leptinoide.

En la tabla 52 se relacionan los tipos microestructurales y crurales definidos por los autores mencionados con los géneros estudiados.

PATRÓN MICROESTRUCTURAL DE LA CAPA SECUNDARIA	TIPOS DE CRURA ASOCIADAS		SUPERFAMILIAS - FAMILIAS - GÉNEROS
EURINOIDE	SEPTIFAL	Hamiforme	Wellerelloidea → Wellerellidae → <i>Cirpa</i>
LEPTINOIDE	RADUCAL	Raduliforme	<div> Rhynchonelloidea <div> Rhynchonellidae → <i>Furcirhynchia</i> Tetrarhynchiidae → <i>Tetrarhynchia</i>  → <i>Quadratirhynchia</i>  → <i>Gibbrirhynchia</i> </div> </div>
		Canaliforme	Hemithiridoidea → Cyclothyrididae → <i>Squamirhynchia</i>

Tabla 52. Correspondencia entre la microestructura de la capa secundaria y los tipos de crura en los géneros estudiados.

Para concluir, parece importante abordar en un futuro estudios sobre el desarrollo de los tipos de crura y las características de la microestructura de la capa secundaria de la pared de la concha de los rinconélidos. El trabajo de MANCEÑO & MOTCHUROVA-DEKOVA (2010) abre una nueva línea de investigación que aportará, mediante el uso de la microscopía electrónica aplicada a las secciones seriadas, nuevos datos que ayudarán a clarificar las relaciones evolutivas de este grupo.



## 6. ANÁLISIS MULTIVARIANTE DE LAS POBLACIONES

---

### 6.1 INTRODUCCIÓN

Una vez establecidos los rangos de variación de las especies a partir del estudio de las variables unidimensionales y de sus relaciones, que ha permitido definir índices de forma para valorar, por ejemplo, el grado de globosidad y de redondez de las conchas o la altura relativa del pliegue, en este capítulo se intentará analizar la estructura de los datos obtenidos para comprobar si existen similitudes y/o diferencias entre las poblaciones consideradas. Como ya se ha comentado en el capítulo anterior, por poblaciones con significación estadística entendemos conjuntos de ejemplares de la misma especie, con la máxima representación posible de todos los tamaños, sin evidencias de sesgo tafonómico y cuyo número no sea inferior a 25 ejemplares<sup>6</sup>.

---

<sup>6</sup> La heterogeneidad numérica de las poblaciones ha hecho necesario considerar submuestras dentro de cada lote para equilibrar la comparación a partir de conjuntos con un número similar de ejemplares. Por esta razón, en la comparación entre poblaciones se han eliminado mediante un procedimiento aleatorio aquellos ejemplares que excedían del valor máximo del lote con menor número de individuos, asumiendo que la variabilidad detectada en la submuestra poblacional es extrapolable a la variabilidad total.

En ausencia de curvas de rarefacción calculadas para braquiópodos, este umbral permite homogeneizar las comparaciones entre las distintas muestras. Con este propósito se ha utilizado la herramienta del análisis multivariante que ha sido empleada con anterioridad en estudios morfométricos sobre braquiópodos, tanto fósiles como actuales (DELANCE, 1974b; REVERT, 1978; LAURIN, 1984; ALDRIDGE, 1990; LAURIN & DAVID, 1990; LAURIN & GARCÍA JORAL, 1990; CURRY & ENDO, 1991; ENDO *et al.*, 1995; KOWALEWSKI *et al.*, 1997; BACHNOU & BOUGHDIRI, 2005; TOMAŠOVÝCH *et al.*, 2008, entre otros).

## 6.2 METODOLOGÍA

El punto de partida es el análisis y caracterización de la variabilidad intra e interespecífica de poblaciones constituidas por ejemplares de determinadas especies como expresión o reflejo de la variabilidad natural. Con el objetivo de resolver este planteamiento se han empleado dos métodos de análisis multivariante, análisis de componentes principales y análisis discriminante, cuyo fundamento y utilidad serán descritos brevemente. Para conocer con más detalle los principios matemáticos de ambos procedimientos se puede consultar una amplia bibliografía especializada, entre la que se destaca TOWNEND (2004), MCKILLUP (2005), HAMMER & HARPER (2006), FIELDING (2007) y MCCLEERY *et al.* (2007).

### 6.2.1 Análisis de componentes principales (PCA)

Uno de los métodos de análisis multivariante más empleado en los estudios morfométricos es el análisis factorial, que tiene como finalidad eliminar la redundancia expresada por las variables que poseen una alta correlación, de manera que la varianza pueda analizarse de forma más sencilla. Cuando se emplean variables cuantitativas el análisis factorial más frecuente es el de componentes principales, desarrollado por HOTELLING (1933) y aplicado a los estudios paleontológicos por REYMENT (1969). Este método tiene como objeto obtener nuevas variables como resultado de la combinación lineal de las variables de partida. El número total de las nuevas componentes (variable sintética) obtenidas mediante el PCA es el mismo, pero se calculan jerárquicamente, de modo que cada variable intenta recoger de forma sucesiva la mayor parte posible de la varianza total no expresada por las anteriores. De este modo, con las primeras variables (en ocasiones sólo con una) se puede llegar a explicar casi toda la varianza existente en la muestra y el resto pueden ser despreciadas. Se llama componentes principales o factores al número total de variables escogidas y su importancia radica en que explican la mayor parte posible de la varianza a partir de datos multidimensionales. Lo más importante de este tipo de análisis es que las componentes obtenidas, que constituyen nuevas variables,

responderán, al menos en la teoría, a los factores que regulan e inciden sobre la varianza de la muestra. Asimismo, el tratamiento simultáneo de varios caracteres permite descubrir tendencias en la dispersión de los puntos que representan a los ejemplares estudiados.

En esencia, el método permite visualizar las variaciones de una serie de caracteres en una muestra dada sintetizando la variación en unas variables nuevas que son, además, ortogonales, permitiendo establecer comparaciones. Así, a partir de una serie de variables morfológicas consideradas en un conjunto de individuos de la misma especie, se busca si existen factores latentes que reflejen variables sintéticas de “tamaño” y “forma”. De este modo se reducen las variables de partida a un número menor que sintetice toda la información. El PCA es un método muy usado con muchas aplicaciones, especialmente en el campo de la morfometría (HAMMER & HARPER, 2006).

#### 6.2.2 Análisis discriminante (DA)

El análisis discriminante fue definido por FISHER (1936) y permite maximizar la separación entre dos o más grupos dados, constituyendo uno de los métodos multivariantes más ampliamente utilizados para la clasificación (FIELDING, 2007). Posibilita conocer si existen diferencias significativas entre grupos de muestras dados respecto a ciertas variables medidas para, si efectivamente existen, explicar en qué sentido se producen y proporcionar procedimientos de clasificación (SALVADOR FIGUERAS, 2000). Mediante el análisis discriminante es posible conocer qué variables permiten diferenciar los grupos y cuántas de ellas son necesarias para obtener la mejor clasificación posible. La pertenencia a los grupos, conocida de antemano, constituye la variable dependiente, mientras que las que permiten diferenciar los grupos se utilizan como variables de clasificación o variables discriminantes. Así pues, el método consiste en identificar una función, denominada discriminante, que es una combinación lineal de las variables independientes que producen la máxima separación entre los grupos. En esta función el valor de los coeficientes que acompañan a las variables indica el peso que cada una de ellas tiene en la separación, de manera que es posible descartar aquella(s) cuya influencia en la variabilidad sea despreciable. El éxito de la disociación en dos o más grupos puede medirse en términos de porcentaje de ejemplares que pueden asignarse a cada una de las agrupaciones definidas en función de su posición sobre el eje discriminante. Este eje es la dirección en la que se maximiza la separación entre los grupos. En definitiva, esta técnica emplea las relaciones existentes entre variables independientes para conseguir maximizar la capacidad de discriminación entre grupos.

### 6.3 VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA

A partir de los datos disponibles relativos a las poblaciones identificadas se ha podido analizar la variabilidad de las especies *G. curviceps*, *G. amalthei*, *T. dunrobinensis* y *T. ranina*. A continuación se exponen los resultados obtenidos para cada una de ellas.

#### 6.3.1 *G. curviceps*

Se han considerado poblaciones de siete niveles procedentes de tres localidades en las que la especie es muy abundante: Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1. Del análisis en componentes principales obtenemos que todas las variables examinadas están muy correlacionadas entre sí, con excepción de NVD, NP y EV, que muestran un grado de dependencia menor. El 80% de la varianza muestral puede ser explicada con sólo cinco variables (A, LD, ED, F y H) que constituyen la primera componente principal (PC1), reflejo del tamaño de los ejemplares. La segunda componente recoge únicamente el 8% de la variabilidad, por lo que será despreciada. Puede verse que las variables elegidas para definir el tamaño contribuyen con peso similar a la PC1 (tabla 53).

	A	LD	ED	F	H
PC1=TAMAÑO	0,467	0,463	0,445	0,431	0,428

Tabla 53. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de *G. curviceps*.

Asimismo, se han realizado diagramas de caja y bigotes para conocer la simetría de la distribución de los datos y la existencia de valores atípicos (*outliers*), representados por asteriscos. Merece la pena explicar brevemente cómo se interpretan estos gráficos. La posición de la mediana viene marcada por la línea horizontal dentro de cada rectángulo y representa el 50% de los datos, de tal manera que si la mediana no se sitúa en el centro del rectángulo la distribución no es simétrica (figura 110). Por encima y por debajo de este valor se localiza el 50% de las observaciones. El segmento horizontal tiene como extremos los valores máximo y mínimo de la variable. Su longitud también proporciona información sobre la simetría de la distribución.

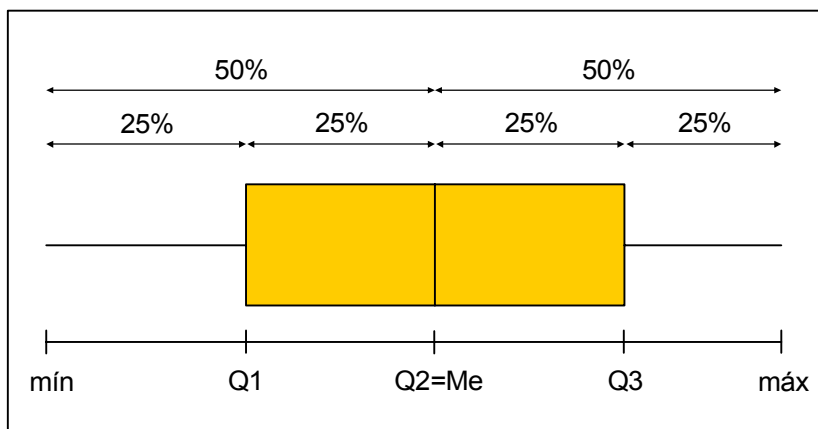


Figura 110. Significado de la información representada por un gráfico de caja. La notación Q hace referencia a los cuartiles, que agrupan al 25% de los datos.

En la figura 110 el segmento de la derecha es más corto que el de la izquierda. Si se estuviera midiendo la variable longitud, se podría concluir que la distribución de tamaños es asimétrica: el 25% de los ejemplares que quedan a la derecha del tercer cuartil está más concentrada que el 25% que quedan a la izquierda del primero.

Los gráficos de caja obtenidos para las poblaciones de *G. curviceps* permiten comparar las variaciones entre el tamaño, el número total de costillas, la redondez y la globosidad en los niveles que se han considerado representativos de la especie (figura 111). Se puede observar que la máxima variación entre poblaciones afecta al tamaño y al número de costillas, mientras que la variabilidad es menor en relación a la globosidad y, aún en menor medida, a la redondez. La población del nivel 1CU-63 agrupa a los individuos de mayores dimensiones y redondez alta, similar a la de las poblaciones de Préjano, si bien su globosidad y su número de costillas son bajos. En el otro extremo del tamaño se sitúan los ejemplares del nivel PR-22, que sin embargo presentan mayor densidad de costulación. Ambos niveles representan los límites de variabilidad de las poblaciones estudiadas.

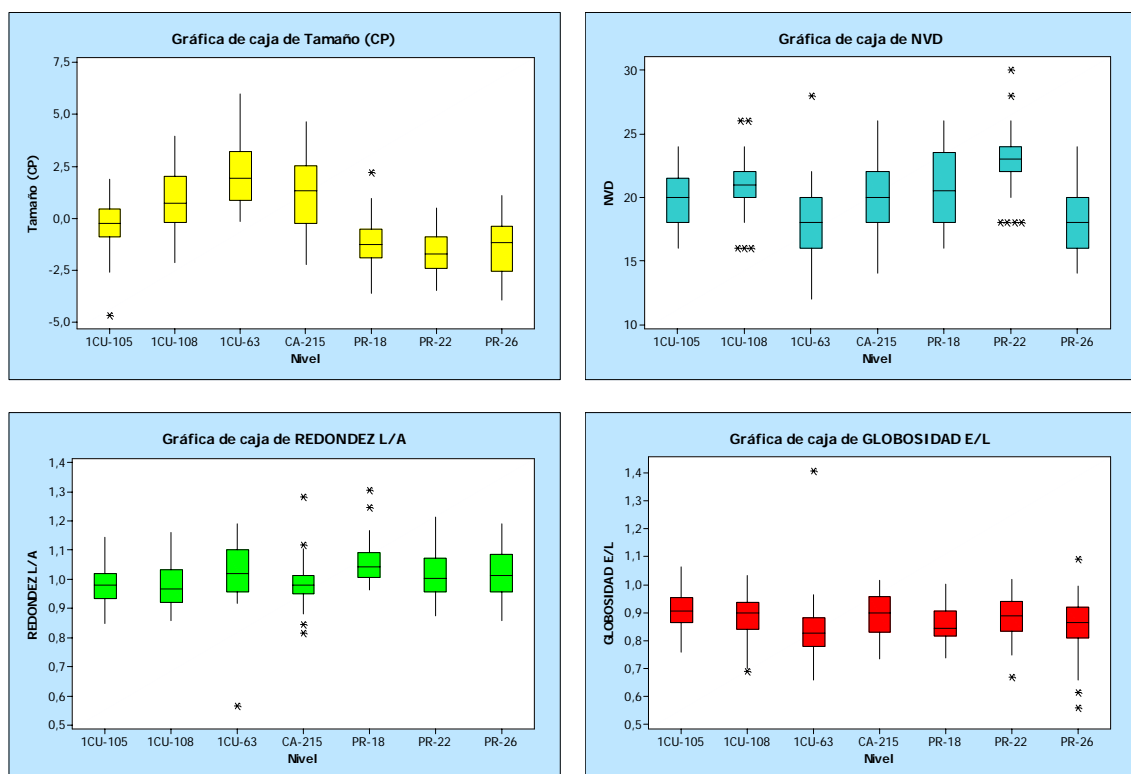


Figura 111. Gráficos de caja (*boxplot*) para las poblaciones consideradas de *G. curviceps*.

Para expresar gráficamente las posibles diferencias entre las poblaciones de *G. curviceps* se ha realizado un análisis discriminante utilizando las tres variables independientes obtenidas con el método de PCA: tamaño (contribución de



A+LD+ED+F+H), globosidad y número total de costillas. Los resultados obtenidos se muestran en la tabla 54.

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	-0,743	0,242	-0,7602	0,5492
GLOBOSIDAD (B)	5,923	1,400	0,0637	0,2112
Nº COSTILLAS (C)	0,193	0,319	0,2988	0,9114
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
1,5824 = 85%	0,2155 = 12%	1,852 = 97%	9,051	7,630
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
$DS1 = -0,743A + 5,923B + 0,193C + 9,051$ (A = tamaño, B = globosidad y C = nº total de costillas)				
$DS2 = 0,242A + 1,4B + 0,319C + 7,63$				

Tabla 54. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *G. curviceps*.

Se observa que la función DS1 está definida fundamentalmente por la variable tamaño (valor de la correlación de -0,7602), mientras que en la función DS2 la variable que muestra mayor influencia es el número de costillas (correlación de 0,9114). Así pues, la discriminación entre las poblaciones de *G. curviceps* está explicada por ambas variables que recogen el 97% de la variación existente, siendo la globosidad un factor que no permite caracterizar las diferencias. Este resultado es coherente con el hecho de que este índice presenta escasa variabilidad entre los individuos de la especie.

Las funciones discriminantes obtenidas permiten establecer un gráfico (figura 112) en el que se maximizan las diferencias entre las poblaciones de *G. curviceps* en relación al tamaño (DS1) y al número de costillas (DS2). El resultado es que extrayendo al máximo la información que aportan las variables a partir de un PCA cuya primera componente recoge el 80% de la varianza, y utilizando análisis discriminante para explotar al máximo las diferencias entre las poblaciones, no existe gran variabilidad entre los ejemplares de los diferentes niveles. Es decir, se demuestra que las poblaciones corresponden a la misma especie, con diferencias mínimas: los individuos del nivel 1CU-63 presentan tamaños algo mayores y menor número de costillas (figura 111); en el otro extremo, los ejemplares que representan la población del nivel PR-22 poseen tamaños menores y mayor costulación. Por tanto, ambas poblaciones son las que contienen los individuos que presentan las mayores diferencias entre sí, que se atenúan al compararlas con las demás. El resto son prácticamente indistinguibles.

Por otra parte, los pares de poblaciones 1CU-108 - CA-215 y 1CU-105 - PR-18 son más similares entre ellos que en relación a los demás grupos, por lo que se puede afirmar que para las variables consideradas existen más diferencias entre algunas

poblaciones pertenecientes a la misma sección que entre poblaciones de distintas secciones.

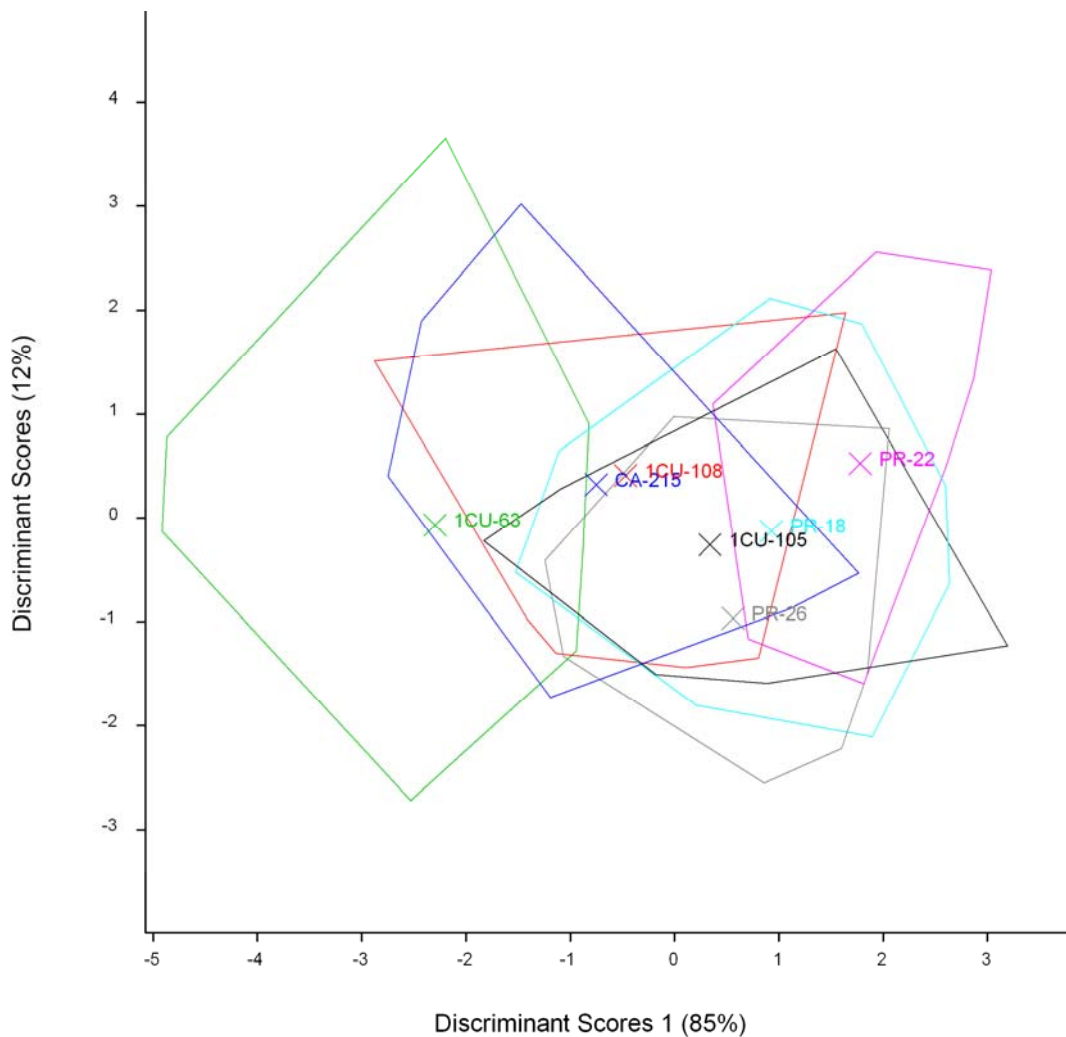


Figura 112. Análisis discriminante para las poblaciones de *G. curviceps* procedentes de siete niveles de las secciones de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni). El aspa central marca en todos los gráficos la posición del centroide (punto medio de los datos).

A partir de las funciones discriminantes obtenidas es posible clasificar los ejemplares (tabla 55). Si se toma como referencia la primera columna se puede ver que de los 32 ejemplares que constituyen el nivel 1CU-63 se han podido clasificar 21 a partir del análisis realizado. Los 11 restantes se han asignado a los niveles CA-215 (10) y PR-26 (1). Las poblaciones de los dos niveles que muestran más diferencias entre sí (1CU-63 y PR-26) son las que contienen mayor número de ejemplares clasificados. En las restantes, sin embargo, aparecen muchos más individuos distribuidos entre ellas. Esto es consecuencia de que las diferencias morfológicas entre las poblaciones son muy escasas.

NIVELES	1CU-63	1CU-105	1CU-108	CA-215	PR-18	PR-22	PR-26	TOTAL
1CU-63	21 (66%)	1	4	8	1	---	---	35
1CU-105	---	8 (25%)	3	5	3	---	3	22
1CU-108	---	2	5 (16%)	4	---	1	2	14
CA-215	10	4	11	7 (22%)	3	---	1	36
PR-18	---	5	2	3	5 (16%)	4	5	24
PR-22	---	4	4	---	12	23 (72%)	2	45
PR-26	1	8	3	5	8	4	14 (52%)	43
TOTAL	32	32	32	32	32	32	27	219

Tabla 55. Número de ejemplares que se pueden atribuir a *G. curviceps* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.

### 6.3.2 *G. amalthei*

Las poblaciones estudiadas pertenecen a cuatro niveles de las secciones de Préjano y Castrovido. Al igual que en *G. curviceps*, el análisis en componentes principales permite extraer una nueva variable tamaño a la que contribuyen con prácticamente el mismo peso A, LD, ED, F y H (tabla 56). Nuevamente estas cinco variables explican la mayor parte de la variabilidad total de la muestra, el 85% en este caso, quedando un 7% de variación residual que no es considerado en el análisis. Todas las variables muestran un alto grado de correlación entre sí, excepto NVD, NP y EV, por lo que no se han considerado en la definición de la primera componente principal. De igual manera, tampoco se han incluido L y E, ya que ambas variables participan en el índice de globosidad empleado en el análisis discriminante, de forma que su contribución al PC1 provocaría redundancia.

	A	LD	ED	F	H
PC1=TAMAÑO	0,466	0,443	0,435	0,439	0,453

Tabla 56. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de *G. amalthei*.

Los gráficos de caja (figura 113) indican que existe una gran dispersión de los datos en torno al número de costillas. Incluso en los niveles PR-399T y PR-401 del gráfico de la variable NVD se observan varios valores anómalos por encima y por debajo de la mediana. El tamaño también es relativamente variable, situándose los ejemplares de menores dimensiones en los niveles CA-260 y PR-399a y los mayores en los dos niveles restantes. Sin embargo, en las poblaciones de *G. amalthei* no existen grandes diferencias en relación a los índices de redondez y de globosidad, como se deduce de la homogeneidad en la distribución de los datos en relación a esas variables. Las medianas para el índice de redondez sitúan a la mitad de los ejemplares de todos los niveles por encima del valor 0,9, lo que indica que el contorno es ovalado lateralmente, con excepción de un tercio de los individuos de CA-260, en los que el contorno es redondeado ( $L \approx A$ ). En relación al índice E/L, los ejemplares de las cuatro poblaciones son en general globosos, si bien este carácter se atenúa en la mitad de los individuos del nivel CA-60.

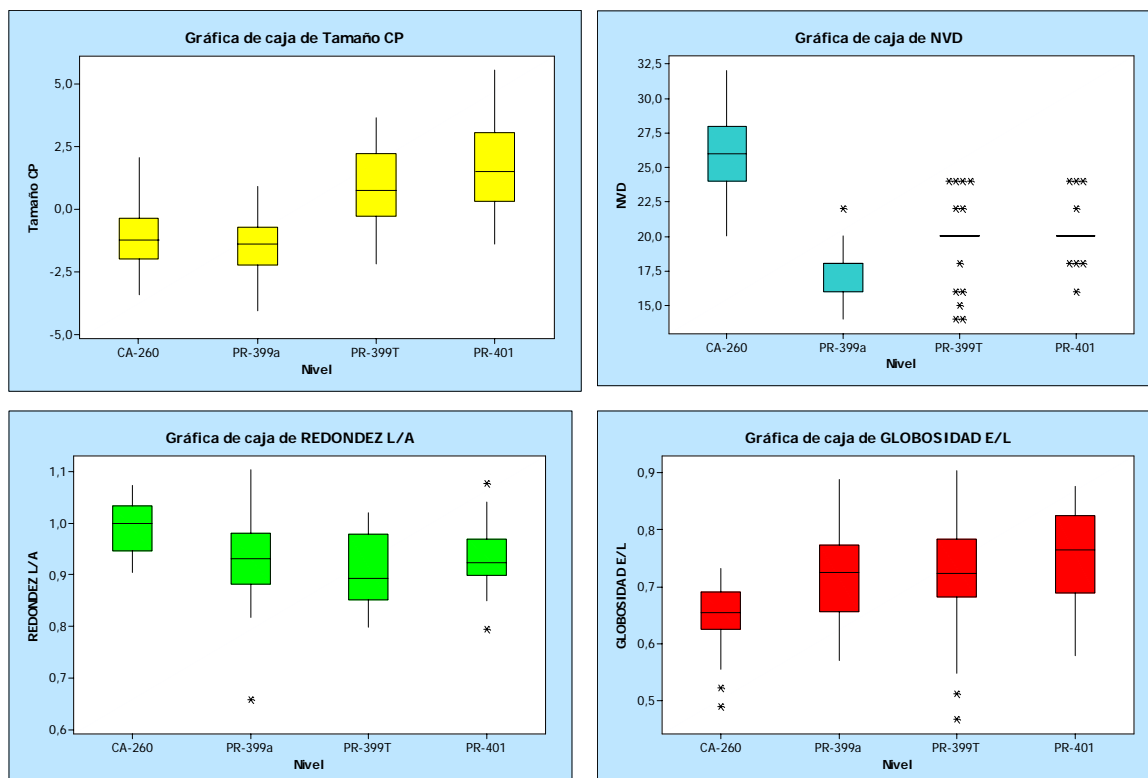


Figura 113. Gráficos de caja para las poblaciones consideradas de *G. amalthei*.

Una vez identificada la nueva variable tamaño y conocida la contribución del número total de costillas y de la globosidad, se ha realizado un análisis discriminante sobre las poblaciones de esta especie. Se han utilizado las tres variables mencionadas, obteniéndose los siguientes resultados (tabla 57): la función discriminante DS1 está definida por el número de costillas, seguida por la globosidad y, en mucha menor medida, por el tamaño, y explica el 74% de la variabilidad. Sin embargo, en la segunda función discriminante es la variable tamaño la que mayor influencia tiene, seguida por el número de costillas y la globosidad. Esta función recoge el 26% de la variabilidad.

Por consiguiente, las diferencias encontradas entre las cuatro poblaciones de *G. amalthei* (figura 114) se relacionan fundamentalmente con el número de costillas (eje X) y de forma secundaria con el tamaño (eje Y). Los ejemplares de las poblaciones de Préjano se caracterizan por presentar menor número de costillas y un tamaño variable (mayor de PR-401 a PR-399a), mientras que los ejemplares del nivel CA-260 poseen menos costillas que los de Préjano y un tamaño intermedio. Así pues, maximizando las diferencias entre las cuatro poblaciones a través de un análisis discriminante, sería posible diferenciar entre la población de Castrovido y las tres de Préjano en función del tamaño y de la costulación, si bien no existirían diferencias significativas entre las poblaciones de *G. amalthei* de Préjano.

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	0,2654	0,5844	0,2788	0,9600
GLOBOSIDAD (B)	0,8051	-0,6106	0,3417	0,1560
Nº COSTILLAS (C)	-0,3993	0,1123	-0,8982	0,4331
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
1,819 = 74%	0,636 = 26%	2,455 = 100%	-7,735	1,903
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
$DS1 = 0,2654A + 0,8051B - 0,3993C - 7,735$ (A = tamaño, B = globosidad y C = nº total de costillas)				
$DS2 = 0,5844A - 0,6106B + 0,1123C + 1,903$				

Tabla 57. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *G. amalthei*.

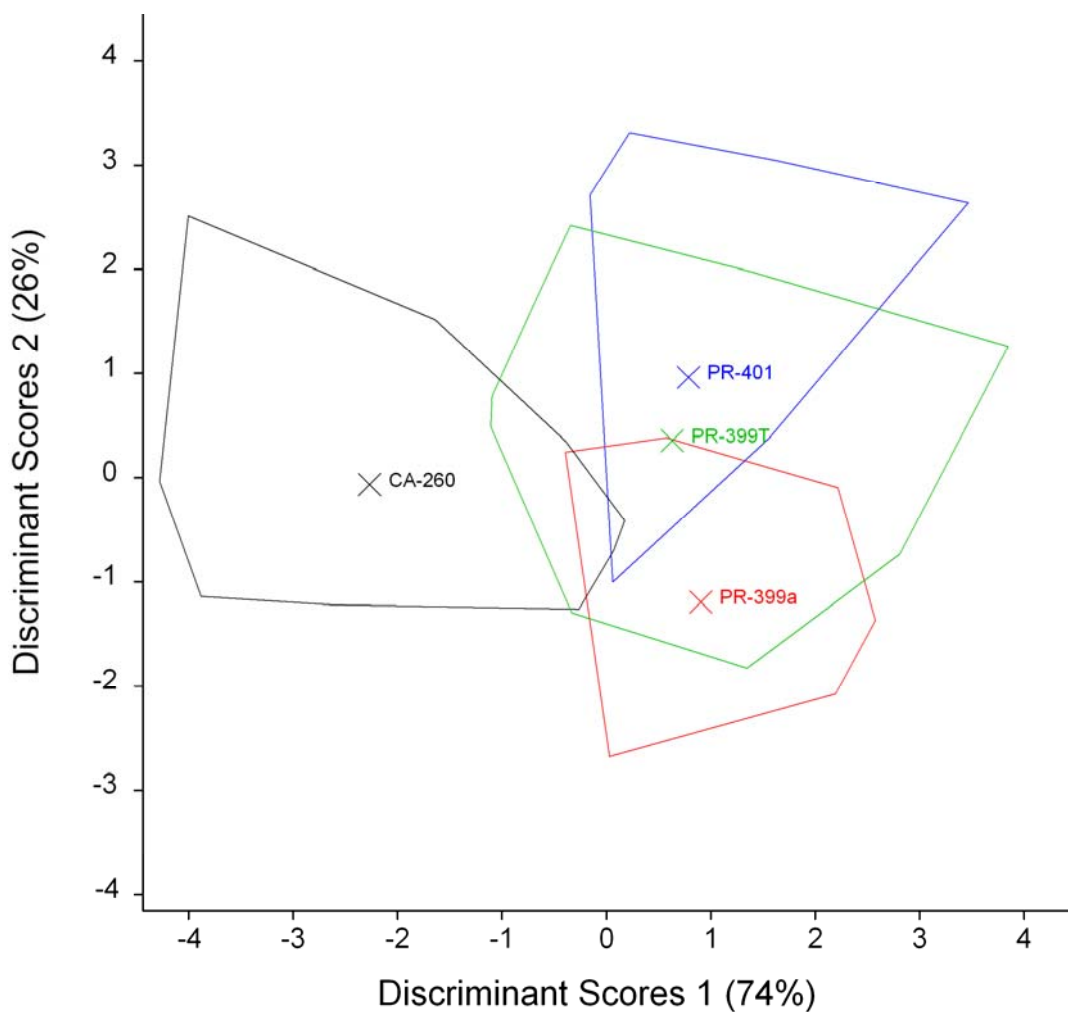


Figura 114. Análisis discriminante para las poblaciones de *G. amalthei* procedentes de cuatro niveles de las secciones de Préjano y Castrovido (Zona Margaritatus).

La proporción de ejemplares clasificados con el análisis discriminante se recoge en la tabla 58. La población que presenta más diferencias con las restantes en función del

número de costillas y del tamaño es la del nivel CA-260, por lo que en ella se pueden identificar 27 ejemplares (el 84% del total). La población del nivel PR-399T se individualiza muy poco de las otras dos de Prójano e incluso llega a solaparse parcialmente con la de Castrovido. Por el contrario, las funciones discriminantes calculadas permiten separar bastante bien las poblaciones de los niveles PR-399a (con ejemplares de menor tamaño y menor número de costillas) y PR-401 (con ejemplares de mayor tamaño y mayor número de costillas).

NIVELES	CA-260	PR-399a	PR-399T	PR-401	TOTAL
CA-260	27 (84%)	---	2	---	29
PR-399a	2	26 (81%)	9	4	41
PR-399T	3	6	8 (25%)	9	26
PR-401	---	---	13	17 (57%)	30
TOTAL	32	32	32	30	126

Tabla 58. Número de ejemplares que se pueden atribuir a *G. amalthei* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.

### 6.3.3 *T. dunrobinensis*

Se han estudiado nueve poblaciones pertenecientes a las secciones de Almonacid de la Cuba 1, Castrovido y Prójano. Tras analizarlas con un PCA, las variables que presentan mayor dependencia entre sí son A, LD, ED, F y H (tabla 59) y constituyen la nueva variable tamaño que equivale a la primera componente principal PC1. Como en los casos anteriores, ni NVD, NP ni EV están correlacionadas con el factor tamaño, de manera que no se contemplan en el análisis. Sólo NVD se incluirá junto con el tamaño como variable independiente, al igual que la globosidad, ya que presenta una elevada variabilidad en las poblaciones (figura 115). Todas las variables que conforman la PC1 están muy correlacionadas linealmente, de modo que su contribución a la primera componente principal es equitativa. La PC1 explica el 83% de la variabilidad, de manera que se puede despreciar la PC2 que únicamente absorbe el 9% de la variación.

	A	LD	ED	F	H
PC1=TAMAÑO	0,463	0,435	0,453	0,449	0,435

Tabla 59. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de *T. dunrobinensis*.

Los gráficos de caja obtenidos (figura 115) muestran una gran variabilidad para las variables consideradas, con excepción de la redondez, que presenta una mayor simetría en la distribución de los datos. Aproximadamente el 50% de los ejemplares de todas las poblaciones están representados por este índice en el intervalo 0,9-1,1, si bien en el nivel 2 de Castrovido la redondez es algo menor. Asimismo, se observa que las distribuciones de tamaños, número total de costillas e índice de globosidad son aparentemente muy desiguales en el seno de las poblaciones estudiadas.

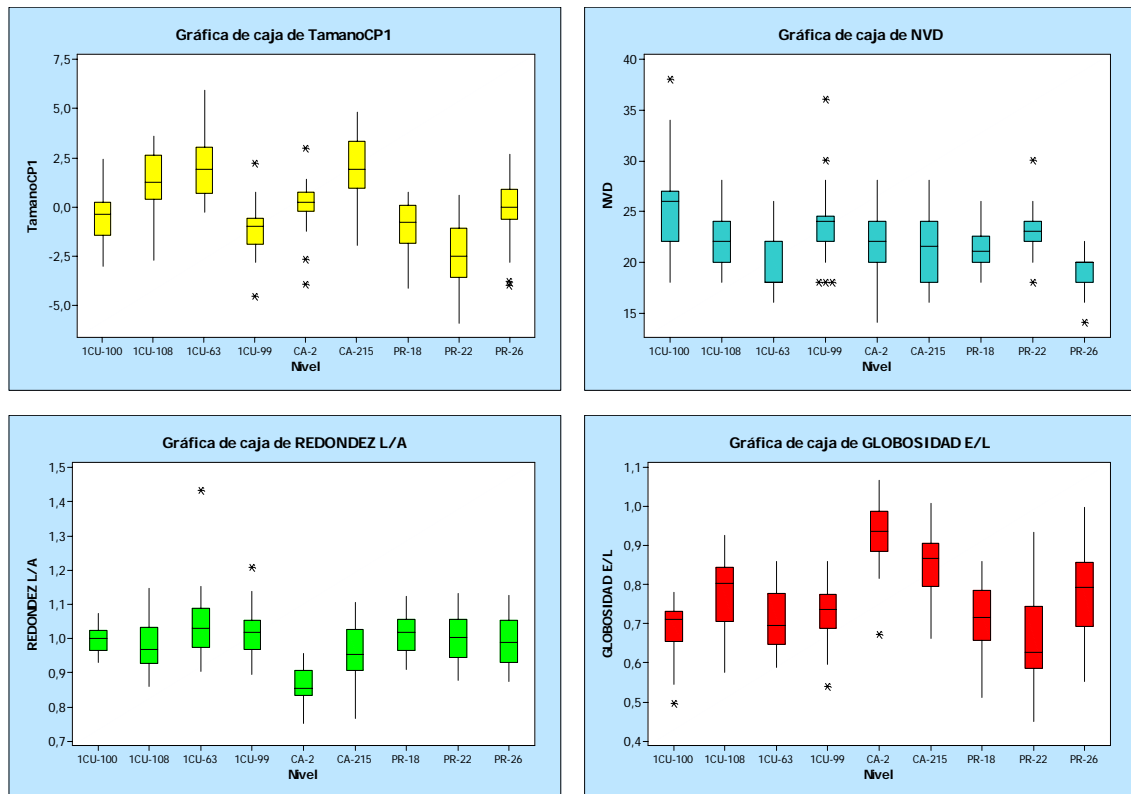


Figura 115. Gráficos de caja para las poblaciones consideradas de *T. dunrobinensis*.

El siguiente paso es obtener dos funciones discriminantes que permitan establecer criterios de separación entre las poblaciones potenciando al máximo sus posibles diferencias. El primer vector discrimina el 53% de la variación y el segundo vector el 35%, de manera que la variación explicada supone el 88% del total (tabla 60). En la función discriminante DS1 la variable que tiene más peso es el tamaño, mientras que en DS2 la variable más influyente es la globosidad. Ambas permitirán explicar las diferencias, si es que existen, entre las poblaciones.

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	0,822	-0,033	0,6911	0,5537
GLOBOSIDAD (B)	-9,195	10,942	-0,0457	0,9632
Nº COSTILLAS (C)	-0,125	-0,085	-0,3017	-0,3061
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
1,269 = 53%	0,850 = 35%	2,409 = 88%	-9,742	6,428
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
DS1 = 0,822A - 9,195B - 0,125C - 9,742 (A = tamaño, B = globosidad y C = nº total de costillas)				
DS2 = - 0,033A + 10,942B - 0,085C + 6,428				

Tabla 60. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *T. dunrobinensis*.

En la figura 116 se representan gráficamente los resultados del análisis discriminante. El nivel 1CU-108 incluye ejemplares de morfología media en relación a las dos variables que mayor peso tienen en la discriminación y las nubes que se sitúan a su alrededor corresponden a oscilaciones de su variabilidad. El solapamiento de las nubes indica que no existen diferencias significativas entre los individuos que integran las distintas poblaciones.

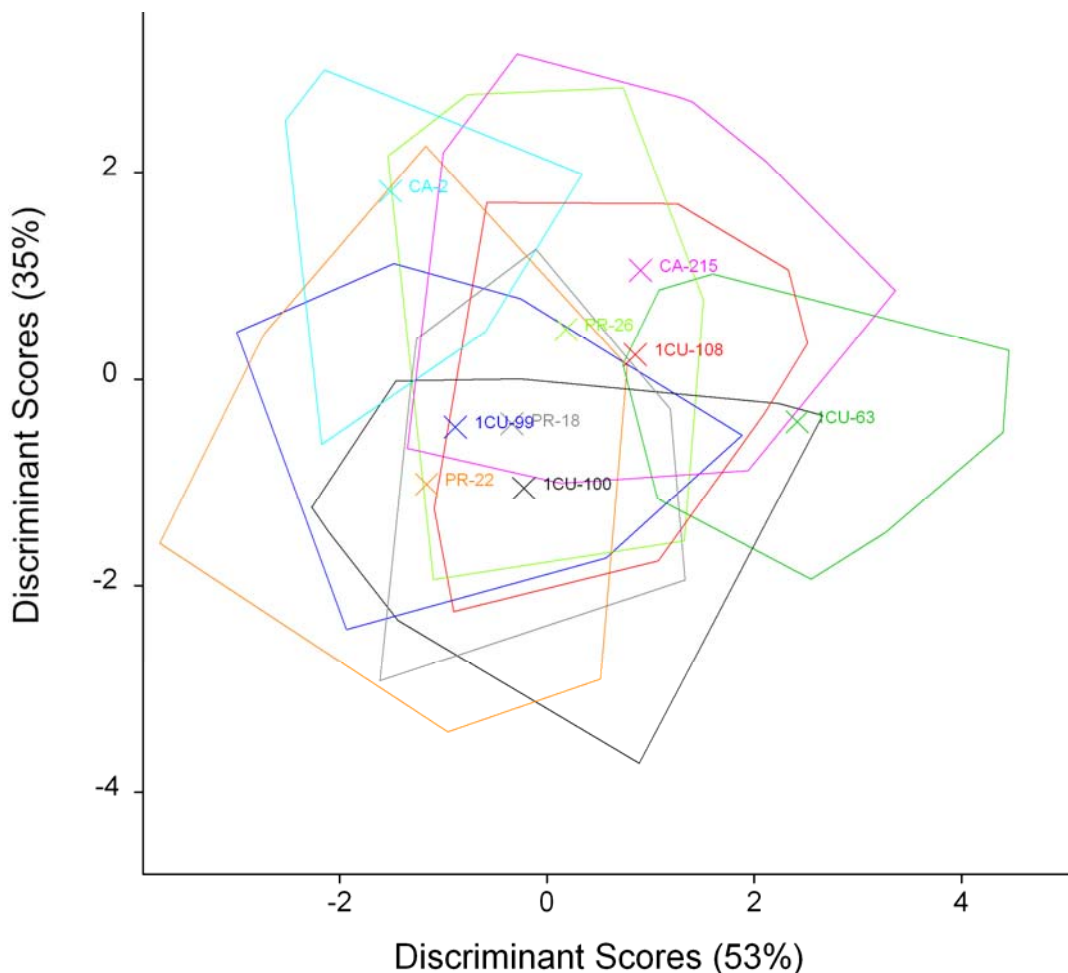


Figura 116. Análisis discriminante para las poblaciones de *T. dunrobinensis* procedentes de nueve niveles de las secciones de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni).

Los ejemplares que se pueden clasificar empleando el método planteado se recogen en la tabla 61. Los dos grupos que presentan mayores diferencias corresponden a los niveles 1CU-63 (individuos de menores dimensiones y número medio de costillas en relación a las restantes poblaciones) y CA-2 (ejemplares más grandes y más costulados). El resto de las agrupaciones no son muy diferentes entre sí, por lo que los ejemplares inicialmente clasificados en el seno de cada una de las poblaciones no pueden volver a ser asignados a éstas. Así pues, de los 24 individuos de 1CU-63 sólo



19 se han podido reclasificar en su mismo grupo, 1 en 1CU-100, 2 en 1CU-108, 2 en CA-215, etc. al no existir grandes diferencias entre ellos.

NIVELES	1CU-63	1CU-99	1CU-100	1CU-108	CA-2	CA-215	PR-18	PR-22	PR-26	TOTAL
1CU-63	19 (79%)	1	4	6	---	4	---	---	2	36
1CU-99	---	9 (30%)	3	---	1	---	5	3	2	23
1CU-100	1	4	10 (30%)	3	---	1	6	4	1	30
1CU-108	2	2	2	3 (10%)	---	2	1	1	5	18
CA-2	---	2	---	1	21 (81%)	2	---	3	4	233
CA-215	2	---	---	8	1	16 (53%)	---	---	7	34
PR-18	---	1	4	1	---	1	3 (12%)	3	1	14
PR-22	---	8	10	2	1	1	3	15 (52%)	2	42
PR-26	---	3	---	6	2	3	8	---	4 (14%)	26
TOTAL	24	30	33	30	26	30	26	29	28	256

Tabla 61. Número de ejemplares que se pueden atribuir a *T. dunrobinensis* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.

#### 6.3.4 *T. ranina*

Se han estudiado tres poblaciones pertenecientes a las secciones de Préjano y Almonacid de la Cuba 1. Tras la exploración de los datos con PCA se observa que nuevamente las variables que presentan valores más altos de correlación son A, LD, ED, F y H siendo similar su contribución a la PC1 (tabla 62). Se han elegido por tanto para generar la nueva variable tamaño que explica el 82% de la varianza muestral. Las restantes variables independientes que se considerarán en el análisis discriminante son NVD y E/L: la primera está poco correlacionada con las restantes y la segunda prácticamente nada. Por lo que se refiere al índice L/A, su correlación es aún menor que la de E/L, por lo que no se considera en el análisis y únicamente se integra la anchura en la definición de la nueva componente principal.

	A	LD	ED	F	H
PC1=TAMAÑO	0,474	0,450	0,453	0,419	0,439

Tabla 62. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de *T. ranina*.

Los gráficos de caja obtenidos para las variables independientes se recogen en la figura 117. Se observa que las poblaciones son muy variables en relación al tamaño, el número de costillas y el índice de globosidad. La distribución de los valores de la redondez es, sin embargo, similar en los niveles 1CU-49 y PR-103 y mayor en 1CU-108.

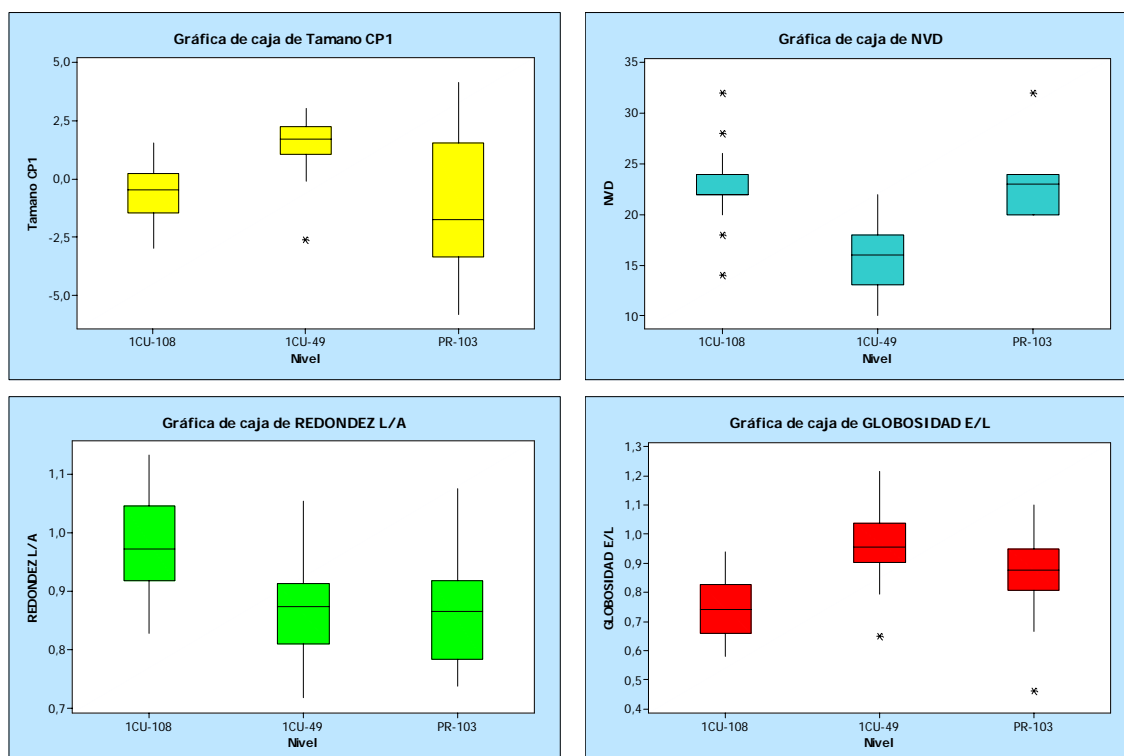


Figura 117. Gráficos de caja para las poblaciones consideradas de *T. ranina*.

Una vez conocidas las relaciones de dependencia entre las variables que controlan la variabilidad de las poblaciones de *T. ranina*, se han calculado las funciones discriminantes que permitirán explotar al máximo las diferencias entre los grupos considerados. Los valores de la correlación entre las variables y las funciones discriminantes (tabla 63) indican que tales diferencias están condicionadas principalmente por la globosidad en el vector DS1 (y en menor medida por el tamaño y el número de costillas) y por esta última variable en el vector DS2. La variación explicada por ambos vectores es del 100%.

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	-0,288	-0,452	-0,4709	-0,1909
GLOBOSIDAD (B)	0,317	0,071	0,8844	-0,1351
Nº COSTILLAS (C)	0,329	10,291	-0,4539	0,7506
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
2,099 = 85%	0,382 = 15%	2,481 = 100%	6,666	10,285
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
DS1 = - 0,288A + 0,317B + 0,329C + 6,666 (A = tamaño, B = globosidad y C = nº total de costillas)				
DS2 = - 0,452A + 0,071B + 10,291C + 10,285				

Tabla 63. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *T. ranina*.

La representación gráfica de las agrupaciones realizadas en virtud de las funciones calculadas con el método de análisis discriminante muestra tres conjuntos de individuos bastante bien diferenciados (figura 118). Los ejemplares del nivel 1CU-49 muestran perfiles laterales bastante más globosos y menor densidad de costulación que los pertenecientes a los dos niveles restantes. Entre 1CU-108 y PR-103 existen menos diferencias, que se relacionan con las dos variables que definen las funciones discriminantes: el grado de globosidad y el número de costillas, ligeramente menores en 1CU-108. La población del nivel PR-103 presenta morfologías intermedias en relación a las otras dos.

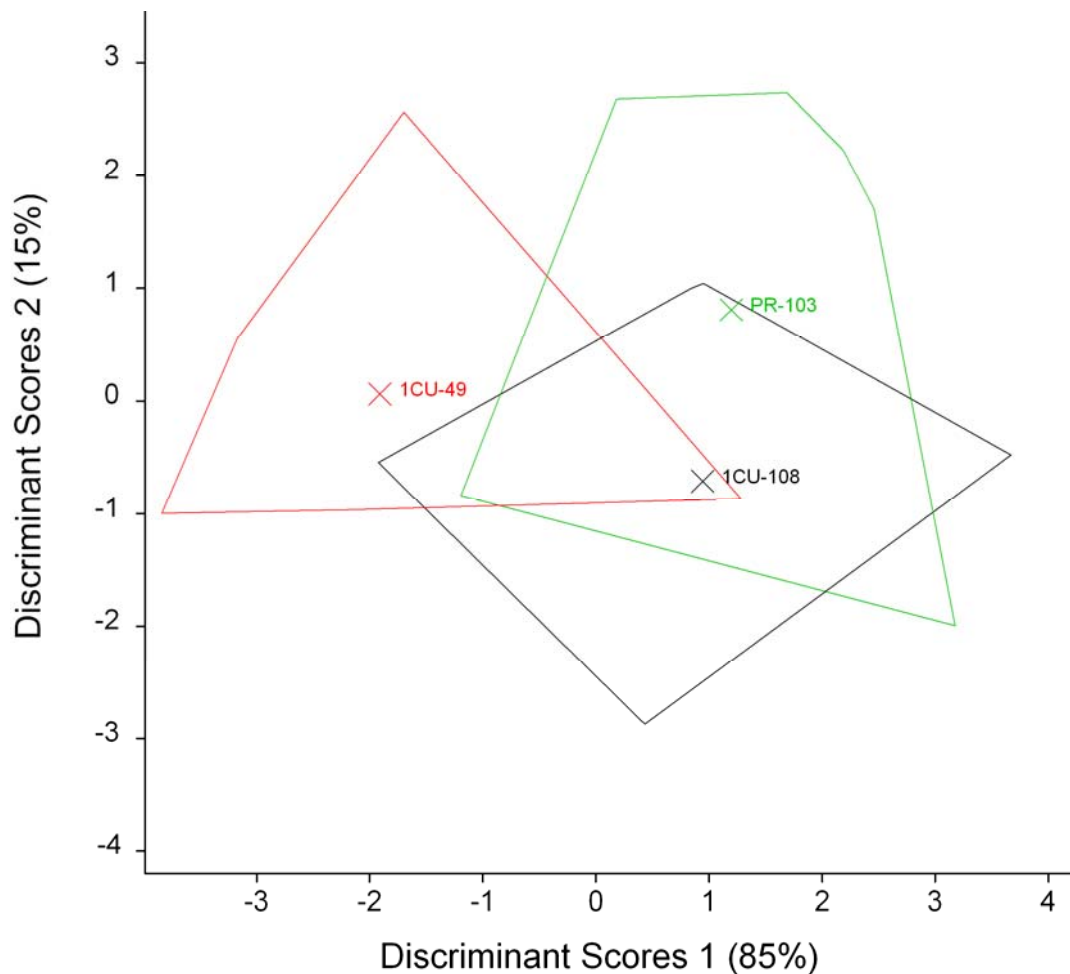


Figura 118. Análisis discriminante para las poblaciones de *T. ranina* procedentes de tres niveles de las secciones de Préjano y Almonacid de la Cuba 1 (Zona Jamesoni).

Los resultados de los ejemplares que se pueden asignar a cada uno de estos tres grupos a partir de las variables consideradas se recogen en la tabla 64. Se observa que el 97% de los individuos previamente asignados al nivel 1CU-49 se reclasifican en éste, el 77% en 1CU-108 y el 72% en PR-103, constatándose por tanto que el nivel 1CU-49 es el que presenta mayores diferencias, mientras que los otros dos son más similares entre sí. Por consiguiente, el grado de separación de los grupos atribuidos a

*T. ranina* está más acentuado entre poblaciones procedentes de la misma sección (1CU-49 y 1CU-108) que entre poblaciones pertenecientes a localidades diferentes (PR-103 y 1CU-108).

NIVEL	1CU-49	1CU-108	PR-103	TOTAL
1CU-49	30 (97%)	2	1	33
1CU-108	1	24 (77%)	6	31
PR-103	---	5	18 (72%)	23
TOTAL	31	31	25	87

Tabla 64. Número de ejemplares que se pueden atribuir a *T. ranina* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.

## 6.4 VARIABILIDAD INTERESPECÍFICA

Se ha comprobado que la amplitud de la variabilidad intraespecífica es muy diferente en las poblaciones estudiadas. Los mecanismos de la variación morfológica operan tanto en el seno de una misma población como entre poblaciones de la misma especie. El siguiente paso sería caracterizar esa variabilidad en un ámbito interespecífico utilizando las variables definidas y las poblaciones consideradas. En este sentido, se han podido reconocer varias poblaciones de seis especies atribuidas a dos géneros: *Gibbirhynchia* y *Tetrarhynchia*.

### 6.4.1 *G. curviceps* - *G. amalthei* - *G. muirwoodae*

Dado que las poblaciones son prácticamente indistinguibles en virtud del análisis discriminante realizado, se han seleccionado dos submuestras de las especies *G. curviceps* y *G. amalthei* de la sección de Préjano para establecer la comparación con la única muestra existente de *G. muirwoodae*, procedente de la misma localidad.

La exploración con el método de PCA permite discriminar cuatro variables con fuerte correlación entre sí que conforman la primera componente principal que expresa el tamaño, contribuyendo de forma muy equilibrada en su definición (tabla 65). Se trata de LD, E, ED y H, cuya combinación explica el 89% de la varianza total.

	LD	E	ED	H
PC1=TAMAÑO	0,488	0,512	0,490	0,510

Tabla 65. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de tres especies de *Gibbirhynchia*.

Los gráficos de caja (figura 119) indican que el 75% de los ejemplares de *G. curviceps* se pueden separar de las dos especies restantes por sus mayores dimensiones, si bien entre *G. amalthei* y *G. muirwoodae* la distinción no es tan clara. Para el número

total de costillas existe muy poca variabilidad entre las tres especies, mientras que la redondez permite individualizar a *G. curviceps* y la globosidad distingue a esta especie de *G. amalthei*, si bien existe cierto solapamiento con *G. muirwoodae*.

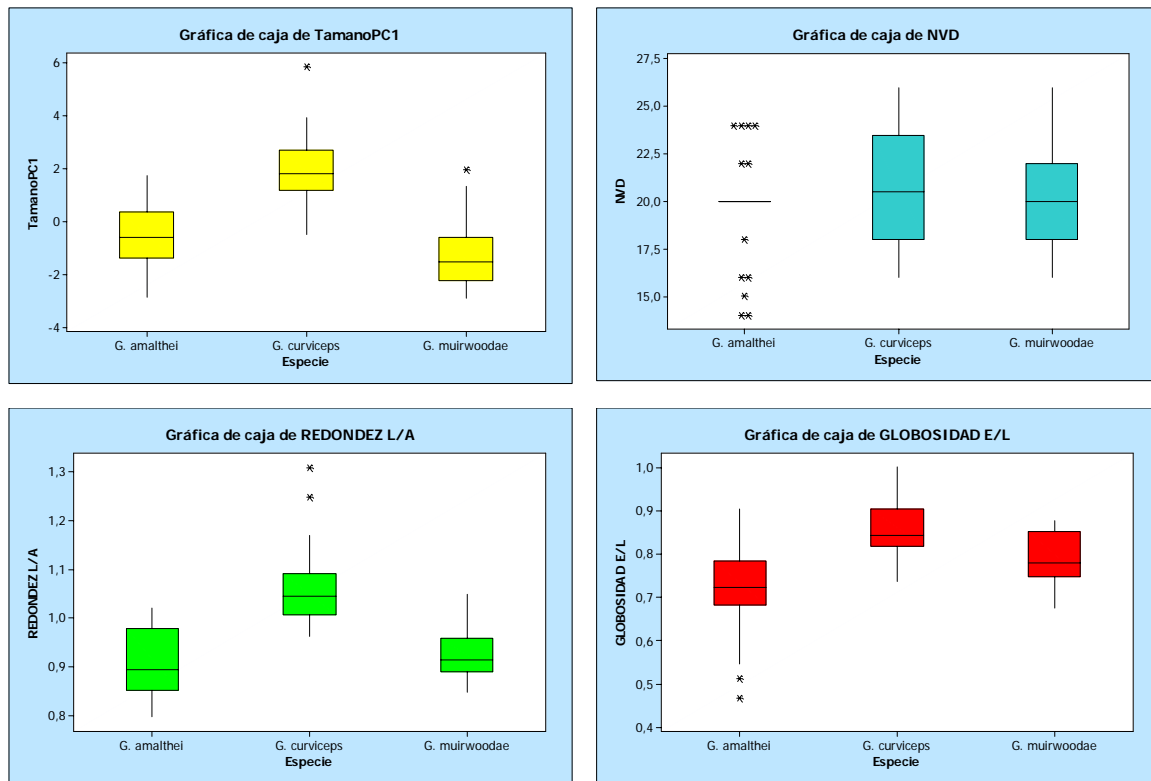


Figura 119. Gráficos de caja para las especies de *Gibbirhynchia*.

El análisis discriminante permite explicar el 100% de la variación entre las tres especies (tabla 66). A partir de las correlaciones entre las variables y las funciones discriminantes se observa que en DS1 el tamaño y la redondez expresan el mayor potencial de discriminación, mientras que en DS2 son la anchura del pliegue (con un valor de correlación mayor que tamaño o redondez) y el número de costillas en el pliegue quienes contribuyen en mayor medida a explotar las diferencias.

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	-0,903	-0,006	-0,4956	0,5412
REDONDEZ (B)	-9,621	4,679	-0,5096	0,1238
ANCHURA PLIEGUE (C)	0,600	0,715	-0,0389	0,6529
Nº COST. PLIEGUE (D)	-0,659	-1,072	-0,2688	-0,5752
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
3,889 = 88%	0,545 = 12%	4,433 = 100%	-8,150	4,818
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
DS1 = - 0,903A - 9,621B + 0,6C - 0,659D - 8,150 (A = tamaño, B = redondez, C = H y D = NP)				
DS2 = - 0,006A + 4,679B + 0,715C - 1,072D + 4,818				

Tabla 66. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *Gibbirhynchia*.

La representación gráfica de esta discriminación en la que se maximizan las diferencias entre las tres especies (figura 120) muestra que *G. curviceps* puede individualizarse perfectamente de *G. amalthei* y casi totalmente de *G. muirwoodae* en función del tamaño, la redondez, la anchura del pliegue y el número de costillas presentes en éste. Así, los ejemplares de *G. curviceps* se caracterizan por presentar mayores dimensiones, mayor redondez y mayor NP, mientras que las otras dos especies poseen menor tamaño y menor redondez. Entre ambas, los individuos de *G. muirwoodae* son los más pequeños y con menor anchura del pliegue.

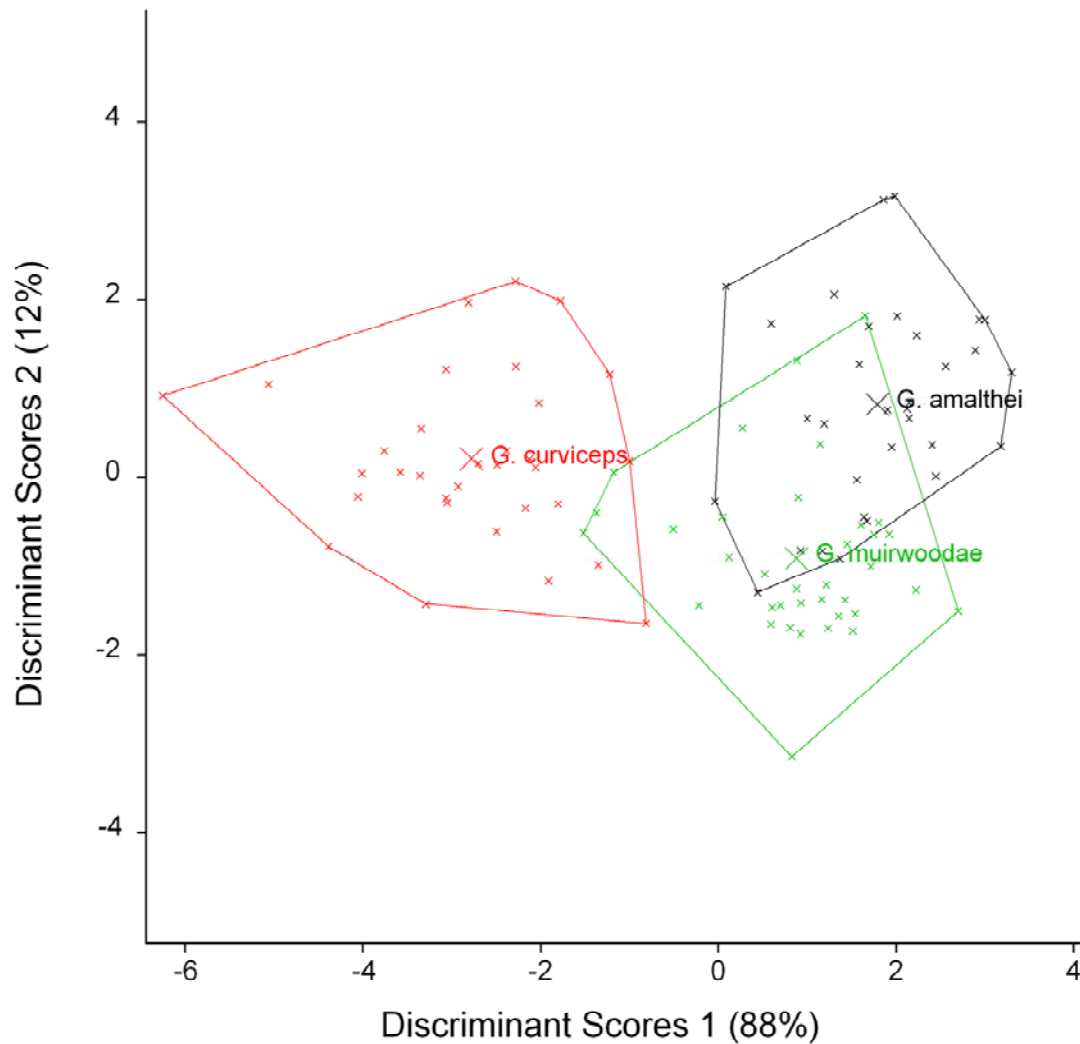


Figura 120. Análisis discriminante para las poblaciones de *G. curviceps* (nivel PR-18, Zona Jamesoni, Subzona Taylori), *G. amalthei* (nivel PR-399T, Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus) y *G. muirwoodae* (nivel PR-433, Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus).

Entre las poblaciones de *Gibbirhynchia* consideradas, el método de análisis discriminante ha permitido reasignar a los grupos de partida unos porcentajes muy elevados de ejemplares (tabla 67), sobre todo en el caso de *G. curviceps* (97%). Por

consiguiente, esta especie es la que más diferencias muestra con las otras dos que, además, son más similares entre sí. A pesar de ello, el número de ejemplares que se ha podido clasificar en ambas es también muy alto (25 de 32 en *G. amalthei* y 29 de 36 en *G. muirwoodae*).

ESPECIE	<i>G. curviceps</i>	<i>G. amalthei</i>	<i>G. muirwoodae</i>	TOTAL
<i>G. curviceps</i>	31 (97%)	---	3	34
<i>G. amalthei</i>	---	25 (78%)	4	29
<i>G. muirwoodae</i>	1	7	29 (81%)	37
TOTAL	32	32	36	100

Tabla 67. Número de ejemplares que se pueden atribuir cada especie de *Gibbirhynchia* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados de cada especie.

#### 6.4.2 *T. dunrobinensis* - *T. ranina* - *T. subconcinna*

De entre las cinco especies de *Tetrarhynchia* descritas en este trabajo se han identificado poblaciones de tres de ellas sobre las que se realizará un análisis multivariante para identificar su variabilidad.

El método de PCA permite definir una nueva variable tamaño en la que participan LD, E, ED y H (tabla 68). Esta PC1 explica el 82% de la varianza total.

	LD	E	ED	H
PC1=TAMAÑO	0,427	0,541	0,525	0,499

Tabla 68. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de tres especies de *Tetrarhynchia* (*T. dunrobinensis* y *T. ranina*: 1CU-108; *T. subconcinna*: SP-131).

Además del tamaño, se han considerado como variables independientes la redondez, el número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue y la anchura del pliegue, ya que ninguna de ellas contribuye en la primera componente principal. En los gráficos de caja (figura 121) *T. subconcinna* aparece bastante individualizada de las otras dos especies, fundamentalmente en relación al tamaño, el número de costillas y la anchura del pliegue. Por su parte, la distribución de los datos de las variables para *T. ranina* y *T. dunrobinensis* es bastante similar, con intervalos de datos solapados para el tamaño, la redondez y la anchura del pliegue.

La correlación entre las variables y las funciones discriminantes DS1 y DS2 indica que en el primer vector la separación entre las especies se realiza en virtud de las variables anchura del pliegue y número de costillas del pliegue, con una variación explicada del 99% (tabla 69). En el segundo vector es el número total de costillas el que define la discriminación, con una variación explicada mucho menor (1%). En este caso, la variable tamaño interviene muy poco y aunque su valor de correlación es alto

(-0,5325), se puede despreciar a favor de NVD, que puede explicar la variación del 1%.

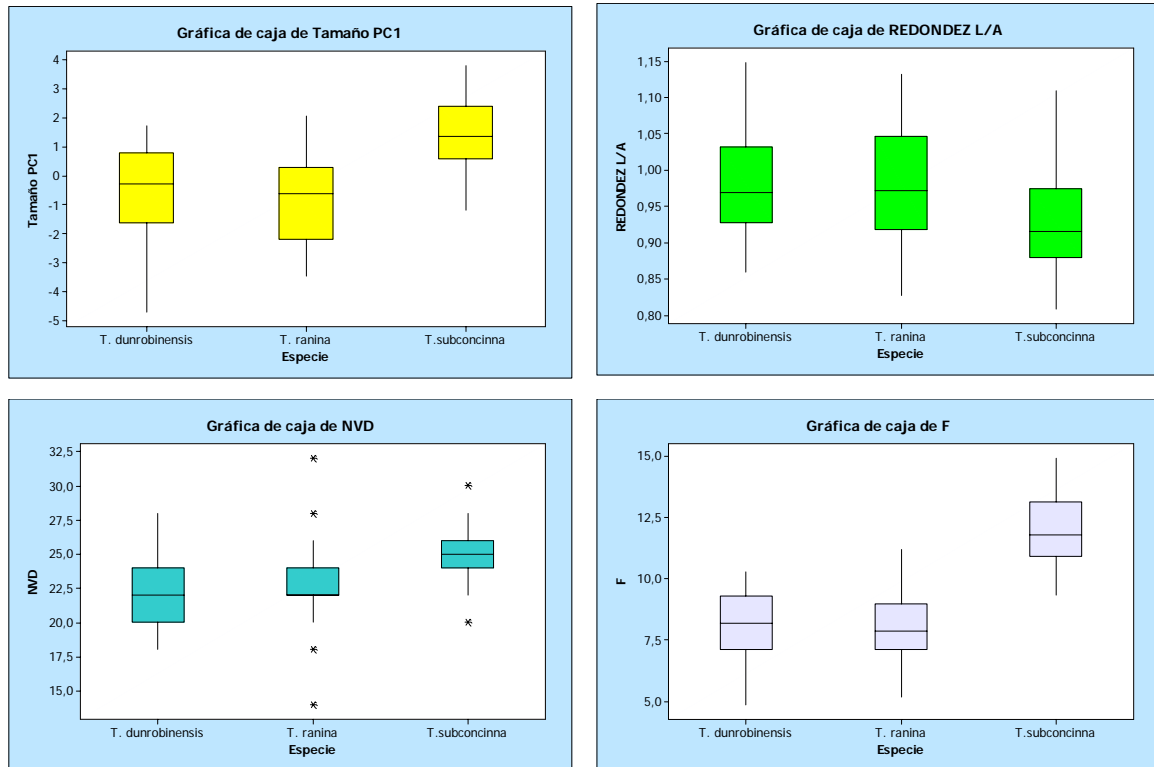


Figura 121. Gráficos de caja para las especies de *Tetrahynchia* (*T. dunrobinensis* y *T. ranina*: 1CU-108; *T. subconcinna*: SP-131).

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	-0,1025	-0,3459	-0,3097	-0,5325
REDONDEZ (B)	0,6328	-1,4612	0,1814	0,0681
Nº TOTAL COSTILLAS (C)	-0,0347	0,3198	-0,2081	0,8920
ANCHURA PLIEGUE (D)	-0,1572	0,0403	-0,5515	-0,3072
Nº COST. PLIEGUE (E)	-1,1903	-0,1129	-0,8701	0,1653
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
5,375 = 99%	0,024 = 1%	5,399 = 100%	-6,724	5,920
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
DS1 = - 0,1025A + 0,6328B - 0,0347C - 0,1572D - 1,1903E - 6,724 (A = tamaño, B = redondez, C = NVD, D = F y E = NP)				
DS2 = - 0,3459A - 1,4612B + 0,3198C + 0,0403D - 0,1129E + 5,920				

Tabla 69. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *Tetrahynchia* (*T. dunrobinensis* y *T. ranina*: 1CU-108; *T. subconcinna*: SP-131).

El gráfico resultante del análisis discriminante (figura 122) es concluyente en relación a la separación de *T. subconcinna*, que aparece perfectamente individualizada de las otras dos especies de *Tetrahynchia*. Presenta un mayor número de costillas en el pliegue y una mayor anchura del mismo, constituyendo éstas las diferencias principales con las otras poblaciones. Por el contrario, *T. ranina* y *T. dunrobinensis* se



solapan casi completamente al no presentar grandes diferencias en relación a las dos variables mencionadas.

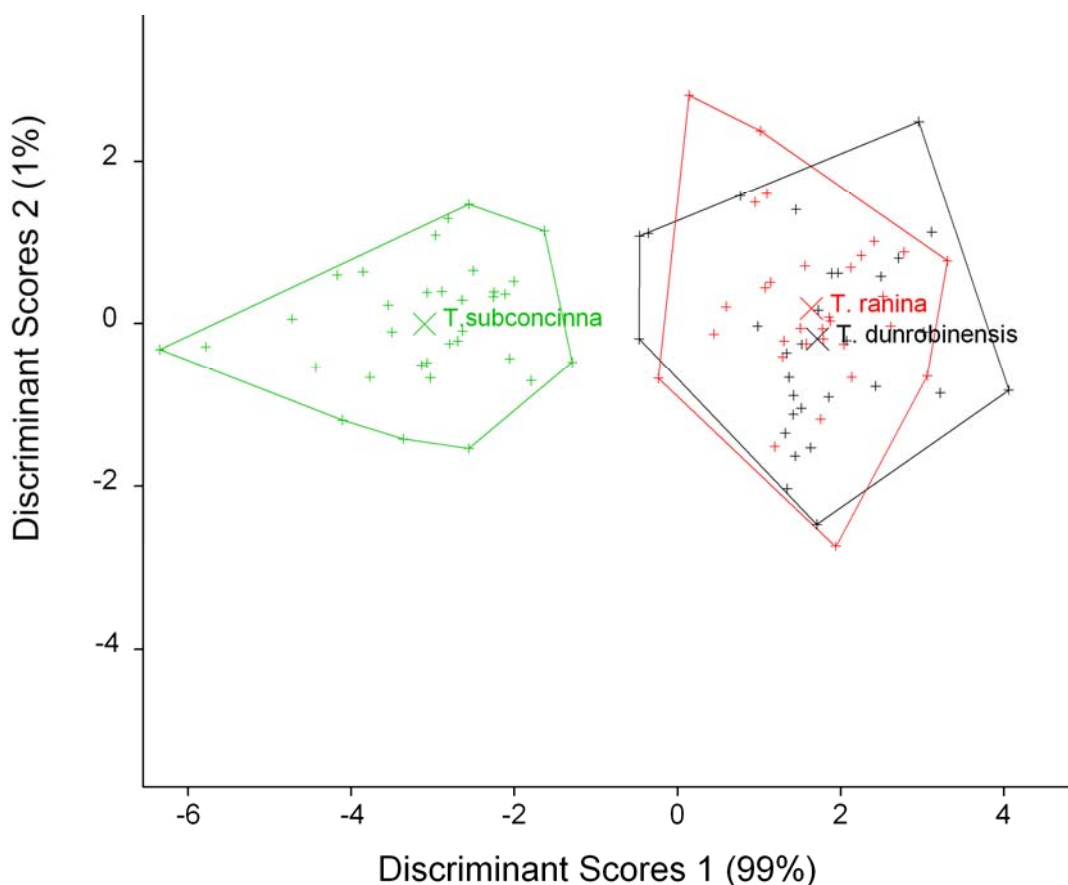


Figura 122. Análisis discriminante para las poblaciones de tres especies de *Tetrarhynchia*. Las muestras de *T. dunrobinensis* y *T. ranina* proceden del nivel 1CU-108 (Zona Jamesoni); la muestra de *T. subconcinna* procede del nivel SP-131 (Pliensbachense Superior).

En términos cuantitativos, el análisis permite separar con gran precisión a *T. subconcinna* (el 100% de los ejemplares clasificados) maximizando sus diferencias con *T. dunrobinensis* y *T. ranina* (57% y 52% clasificado, respectivamente). Por consiguiente, usando el método discriminante se puede reasignar en su grupo de partida al total de los individuos designados como *T. subconcinna*, mientras que sólo se consigue reagrupar a algo más de la mitad de los ejemplares de las dos especies restantes (tabla 70).

ESPECIE	<i>T. dunrobinensis</i>	<i>T. ranina</i>	<i>T. subconcinna</i>	TOTAL
<i>T. dunrobinensis</i>	17 (57%)	15	---	32
<i>T. ranina</i>	13	16 (52%)	---	29
<i>T. subconcinna</i>	---	---	33 (100%)	33
TOTAL	30	31	33	94

Tabla 70. Número de ejemplares que se pueden atribuir cada especie de *Tetrarhynchia* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados de cada especie (*T. dunrobinensis* y *T. ranina*: 1CU-108; *T. subconcinna*: SP-131).

Por consiguiente, el análisis discriminante que se acaba de exponer no permite distinguir con nitidez *T. dunrobinensis* de *T. ranina*. Las poblaciones sobre las que se ha realizado la comparación de ambas especies proceden del mismo nivel de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Dado que se ha identificado otra población de *T. ranina* en la Zona Jamesoni de la misma localidad (1CU-49), se ha efectuado un nuevo análisis empleando idénticas variables.

En este caso la PC1 explica el 72% de la varianza (tabla 71), es decir, un porcentaje menor que el obtenido en la comparación anterior.

	LD	E	ED	H
PC1=TAMAÑO	0,260	0,574	0,570	0,527

Tabla 71. Resultados del análisis de la matriz de correlación para las variables que recogen la máxima varianza en las poblaciones de tres especies de *Tetrarhynchia* (*T. dunrobinensis*: 1CU-108; *T. ranina*: 1CU-49; *T. subconcinna*: SP-131).

Las restantes variables independientes incluidas en el análisis son la redondez, el número total de costillas y la anchura del pliegue. Los gráficos de caja obtenidos son los siguientes (figura 123):

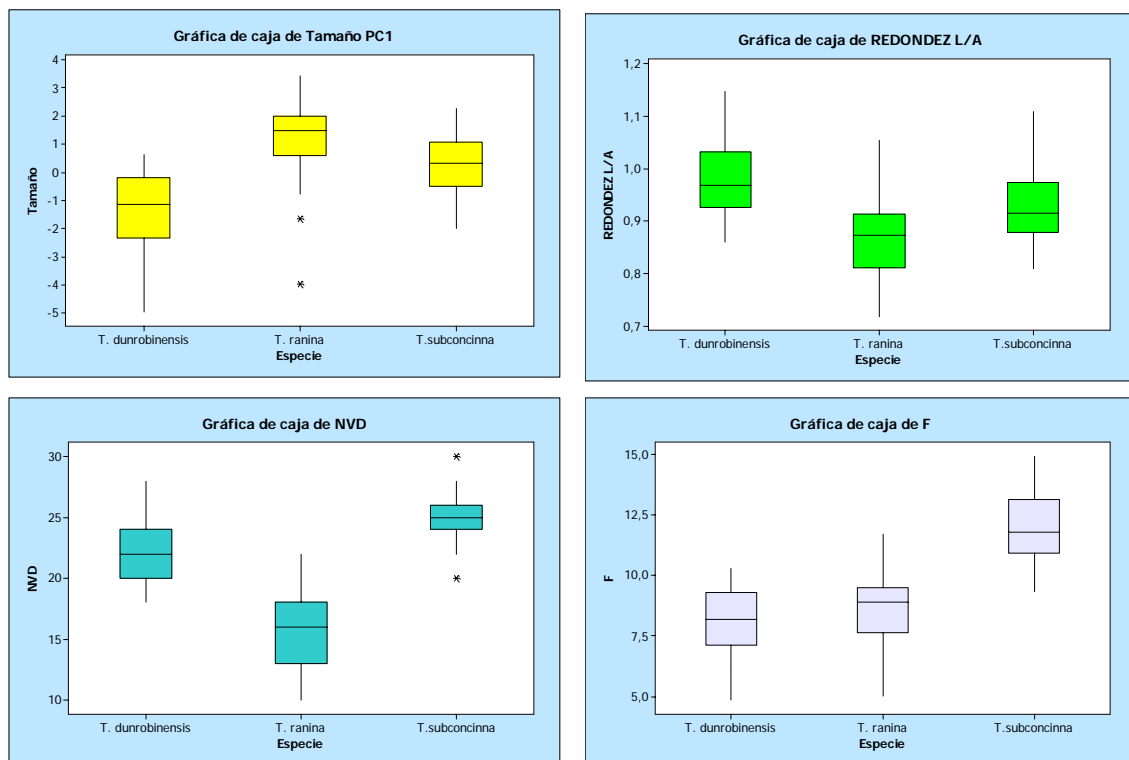


Figura 123. Gráficos de caja para las especies de *Tetrarhynchia* (*T. dunrobinensis* y *T. ranina*: 1CU-108 y 1CU-49, respectivamente; *T. subconcinna*: SP-131).

La separación por tamaño parece algo más eficaz para *T. ranina* en esta nueva comparación, al igual que lo es el número total de costillas para *T. subconcinna*. La

anchura del pliegue ofrece muy pocas diferencias en relación al caso anterior, y la distribución de los datos en torno a la redondez parece algo mejor en *T. ranina*, si bien un 25% de las observaciones con valores más altos de este índice se distribuyen en un intervalo muy amplio para las tres especies.

El análisis discriminante permite explicar el 100% de la variación observada a partir de la influencia del número total de costillas en DS1 y de la interacción entre el tamaño y la anchura del pliegue en DS2 (tabla 72).

	COEFICIENTES		CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y LAS FUNCIONES DISCRIMINANTES	
	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)	VECTOR 1 (DS1)	VECTOR 2 (DS2)
TAMAÑO (A)	0,308	-0,329	0,1497	-0,7607
REDONDEZ (B)	-4,703	6,764	-0,1748	0,5938
Nº TOTAL COSTILLAS (C)	-0,296	0,020	-0,7265	0,1965
ANCHURA PLIEGUE (D)	-0,544	-0,315	-0,3955	-0,8132
VARIACIÓN EXPLICADA			CONSTANTES DE LAS FUNCIONES	
VECTOR 1	VECTOR 2	TOTAL	VECTOR 1	VECTOR 2
4,545 = 83%	0,959 = 17%	5,504 = 100%	-15,743	3,606
FUNCIONES DISCRIMINANTES OBTENIDAS				
DS1 = 0,308A - 4,703B - 0,296C - 0,544D - 15,743 (A = tamaño, B = redondez, C = NVD y D = F)				
DS2 = - 0,329A + 6,764B + 0,020C - 0,315D + 3,606				

Tabla 72. Cálculos para la obtención de las funciones discriminantes aplicadas a las poblaciones de *Tetrarhynchia* (*T. dunrobinensis*: 1CU-108; *T. ranina*: 1CU-49; *T. subconcinna*: SP-131).

Los resultados de la diferenciación entre las tres especies se muestran en la figura 124. Se observa que ahora existe una discriminación más eficaz entre las tres especies del género *Tetrarhynchia* expresada en función de la máxima diferenciación de las variables número total de costillas (eje X) y anchura del pliegue (eje Y). Así, *T. subconcinna* incluye formas con costillas más numerosas, pliegues más anchos y menor tamaño (en relación a las dimensiones consideradas en PC1); los ejemplares de *T. ranina* presentan mucho menor número de costillas, mayor tamaño y un pliegue estrecho; la población de *T. dunrobinensis*, por su parte, contiene ejemplares con un número intermedio de costillas, un tamaño también medio y un pliegue algo más estrecho que *T. ranina*. Nótese que el gráfico puede resultar engañoso, ya que dentro del polígono que representa a *T. subconcinna* se incluye un único punto de *T. dunrobinensis*, cuya existencia solapa ambas superficies. De forma similar, en el polígono de *T. dunrobinensis* se incluye también un punto aislado de *T. ranina*. En ausencia de esos dos datos los polígonos que representan a las tres especies podrían individualizarse perfectamente.

Esta nueva separación realizada mediante el método de análisis discriminante permite reagrupar en *T. dunrobinensis* al 97% de los ejemplares considerados, en *T. ranina* al 90% y al 94% en *T. subconcinna* (tabla 73). Si bien se pierde algo de resolución en relación a la asignación de *T. subconcinna*, ya que el análisis anterior conseguía una

efectividad del 100% para esta especie, se gana en la atribución de las dos especies restantes.

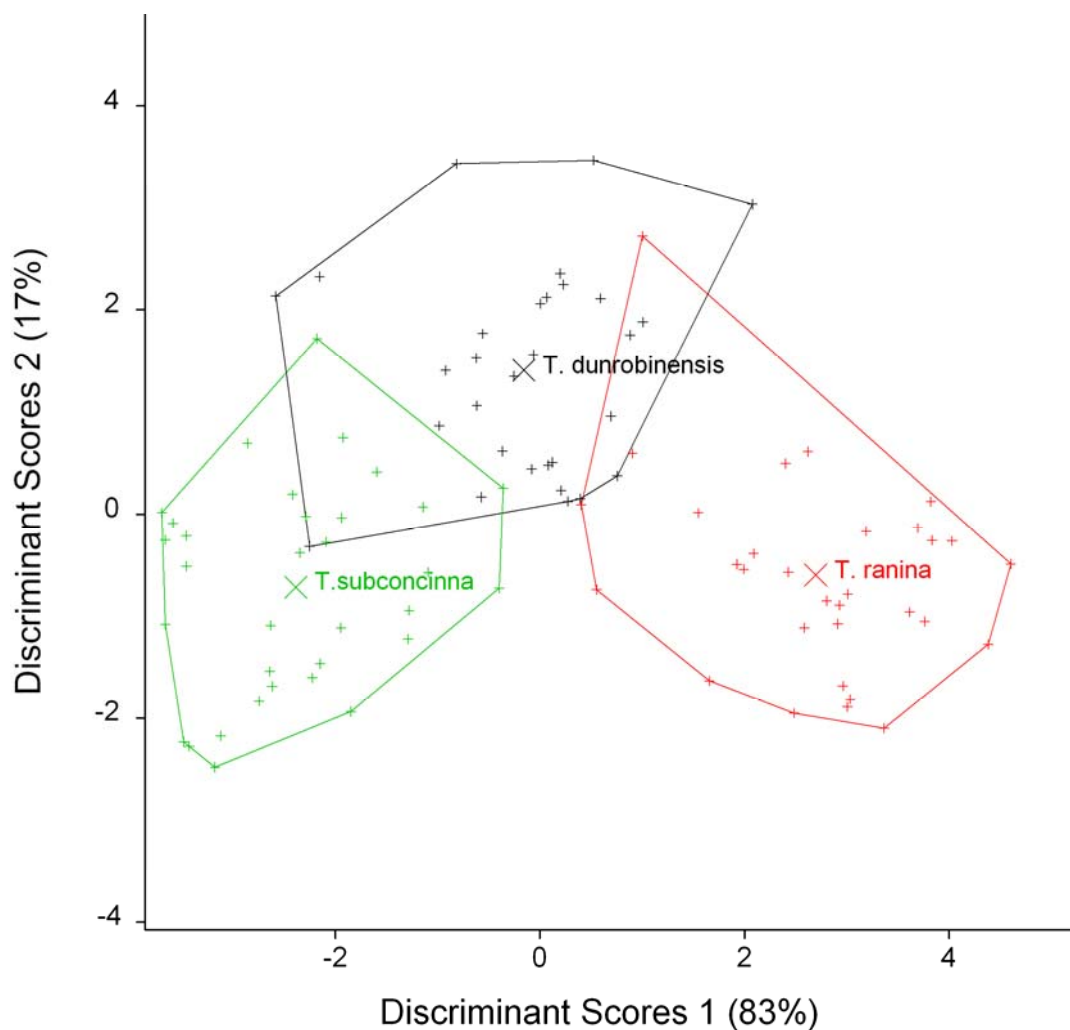


Figura 124. Análisis discriminante para las poblaciones de tres especies de *Tetrarhynchia*. Las muestras de *T. dunrobinensis* y *T. ranina* proceden de los niveles 1CU-108 y 1CU-49, respectivamente (Zona Jamesoni); la muestra de *T. subconcinna* procede del nivel SP-131 (Pliensbachense Superior).

ESPECIE	<i>T. dunrobinensis</i>	<i>T. ranina</i>	<i>T. subconcinna</i>	TOTAL
<i>T. dunrobinensis</i>	29 (97%)	3	2	34
<i>T. ranina</i>	---	28 (90%)	---	28
<i>T. subconcinna</i>	1	---	31 (94%)	32
TOTAL	30	31	33	94

Tabla 73. Número de ejemplares que se pueden atribuir cada especie de *Tetrarhynchia* tras el análisis discriminante realizado. Se destaca en color el número y el porcentaje de individuos clasificados en cada nivel.

Tras los análisis multivariantes realizados se pueden extraer dos conclusiones generales. La primera es que las poblaciones estudiadas no se pueden caracterizar morfométricamente. Las funciones discriminantes muestran nubes de puntos definidas por polígonos que se solapan entre sí, lo que expresa que no existen diferencias entre poblaciones de la misma especie y distinta procedencia geográfica. La segunda se refiere a las diferencias interespecíficas: las especies consideradas sí se pueden caracterizar en términos morfométricos y, por consiguiente, individualizar con bastante precisión en función de las variables consideradas. Por tanto, los métodos de análisis multivariante empleados permiten validar la clasificación realizada previamente utilizando caracteres morfológicos cualitativos.

## 6.5 VARIABILIDAD GENERAL

La variabilidad en rinconélidos jurásicos ha sido puesta de manifiesto por LAURIN (1984) y GARCÍA JORAL & GOY (1986), quienes expresan las variaciones observadas en el seno de las poblaciones mediante la conjunción de dos factores: el grado y el ritmo de alometría. Las modificaciones en el grado de alometría se traducen en morfologías diferentes entre individuos de la misma especie, por ejemplo formas aladas frente a formas globosas, mientras que las variaciones en el ritmo pueden dar lugar a individuos que alcanzan el estado adulto con pequeños tamaños.

Los análisis multivariantes realizados sobre la variabilidad intra e interespecífica de diversas poblaciones de rinconélidos han permitido evaluar en términos cuantitativos las variaciones morfológicas existentes entre los grupos considerados. Del mismo modo que ocurre en la naturaleza, donde poblaciones de la misma especie reflejan variaciones en mayor o menor grado sobre caracteres idénticos, las poblaciones fósiles nunca son estrictamente iguales y sus diferencias se expresan en términos de variabilidad. Una de las posibles causas se relaciona con la variación de la forma de las conchas en el transcurso del desarrollo ontogenético, es decir, con procesos de alometría que actúan de forma complementaria afectando fundamentalmente al crecimiento en espesor y al desarrollo del pliegue frontal y ralentizando el crecimiento en longitud y anchura. Los rinconélidos constituyen un grupo de organismos con una elevada plasticidad morfológica en los que la combinación de los procesos de alometría (grado y ritmo) relacionados con constricciones arquitecturales derivadas de su fisiología, como el aumento en espesor de las conchas debido al crecimiento del lofóforo y las gónadas (LAURIN, 1984), así como la influencia de los factores ambientales, condicionan su variabilidad.

Dentro de la homogeneidad general de las poblaciones, constatada a través del análisis multivariante, la variabilidad observada se relaciona sobre todo con el tamaño,

el número de costillas y la altura y anchura del pliegue. A continuación se explican las variaciones de los caracteres morfológicos en relación con las secciones de procedencia.

Por lo que se refiere al tamaño, los ejemplares de menores dimensiones se han encontrado en las secciones de Préjano, Muro de Aguas, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1. Comparando las dimensiones de las especies registradas en la Zona Jamesoni de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 (figuras 125A, B y C) se constata que alcanzan valores menores en la primera sección, salvo el espesor de la valva ventral (EV) en *G. curviceps*.

En los ejemplares de *T. dunrobinensis* y *T. ranina* de las secciones de Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 se observan variaciones en la tendencia general de las variables: los promedios de anchura, longitud de la valva dorsal y longitud de la valva ventral son mayores para *T. dunrobinensis* en Almonacid de la Cuba 1 que en Castrovido, mientras que en *T. ranina* son siempre menores en Almonacid de la Cuba 1. Sin embargo, el número de costillas de las valvas y del pliegue no reflejan la disminución del tamaño al no estar prácticamente correlacionadas con la longitud, como ya se ha señalado (figura 125D).

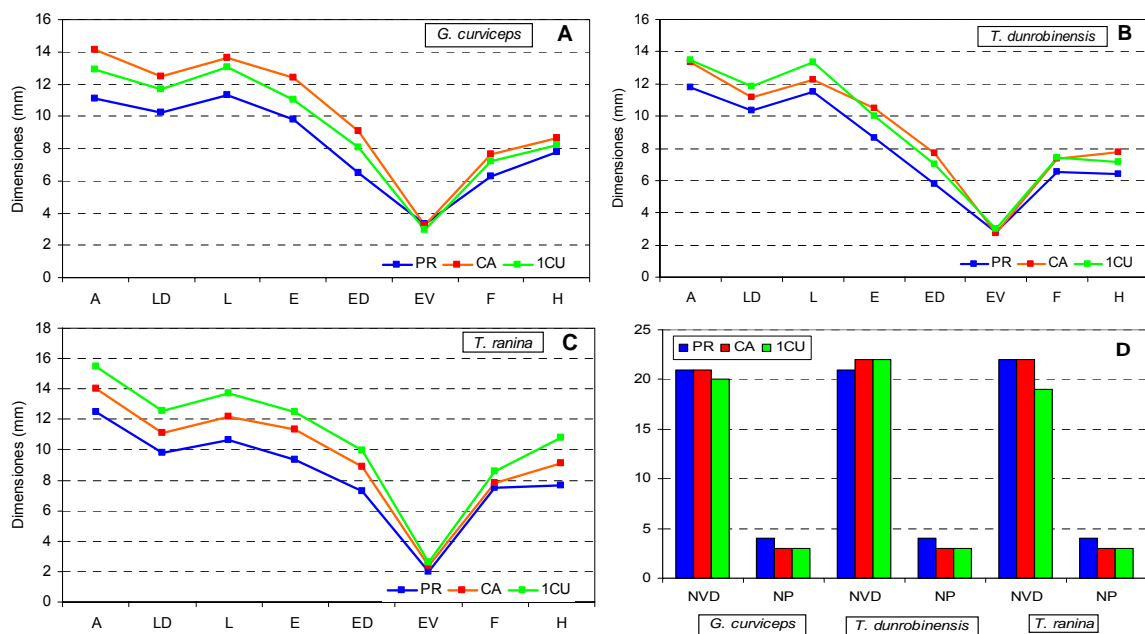


Figura 125. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en la asociación de la Zona Jamesoni. A) *G. curviceps* (N=259 en PR, N=106 en CA y N=251 en 1CU); B) *T. dunrobinensis* (N=138 en PR, N=154 en CA y N=299 en 1CU); C) *T. ranina* (N=58 en PR, N=74 en CA y N=106 en 1CU); D) variabilidad del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue.

Los ejemplares de la Zona Jamesoni presentan en general menores valores de L, A y E en Préjano, después en Castrovido y por último en Almonacid de la Cuba 1. Entre las variables unidimensionales, la mayor variabilidad afecta al número de costillas, tanto total como en el pliegue. Los valores de anchura y altura del pliegue son muy similares en *G. curviceps* y en *T. dunrobinensis* de Almonacid de la Cuba 1 y Castrovido, mientras que en los ejemplares de esta especie procedentes de Préjano, la altura es menor que la anchura. En *T. ranina*, los pliegues de mayor desarrollo en altura y anchura se encuentran en los ejemplares de Almonacid 1. Las variaciones de los índices se comentarán más adelante.

A partir de los gráficos de caja (figuras 126-128) es posible examinar la forma y la dispersión de estos datos, que confirman las tendencias generales mencionadas.

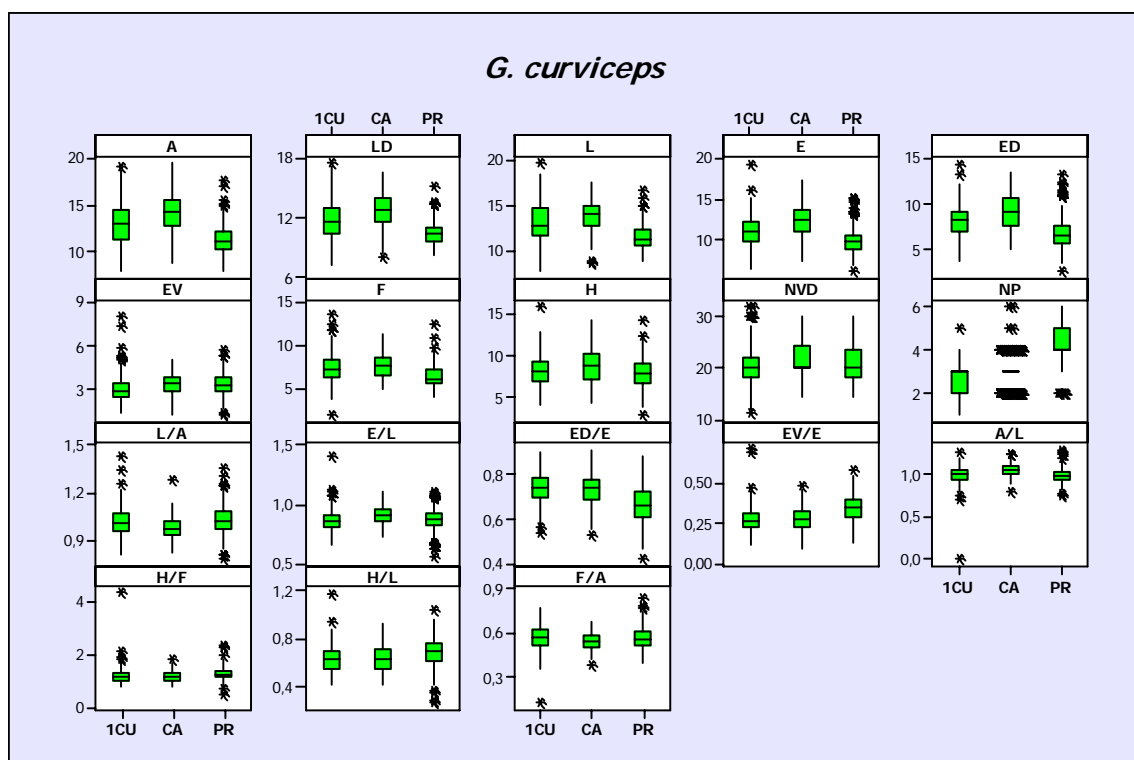


Figura 126. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *G. curviceps* de las secciones de 1CU, PR y CA (Zona Jamesoni). Valores de N iguales a los de la figura 125.

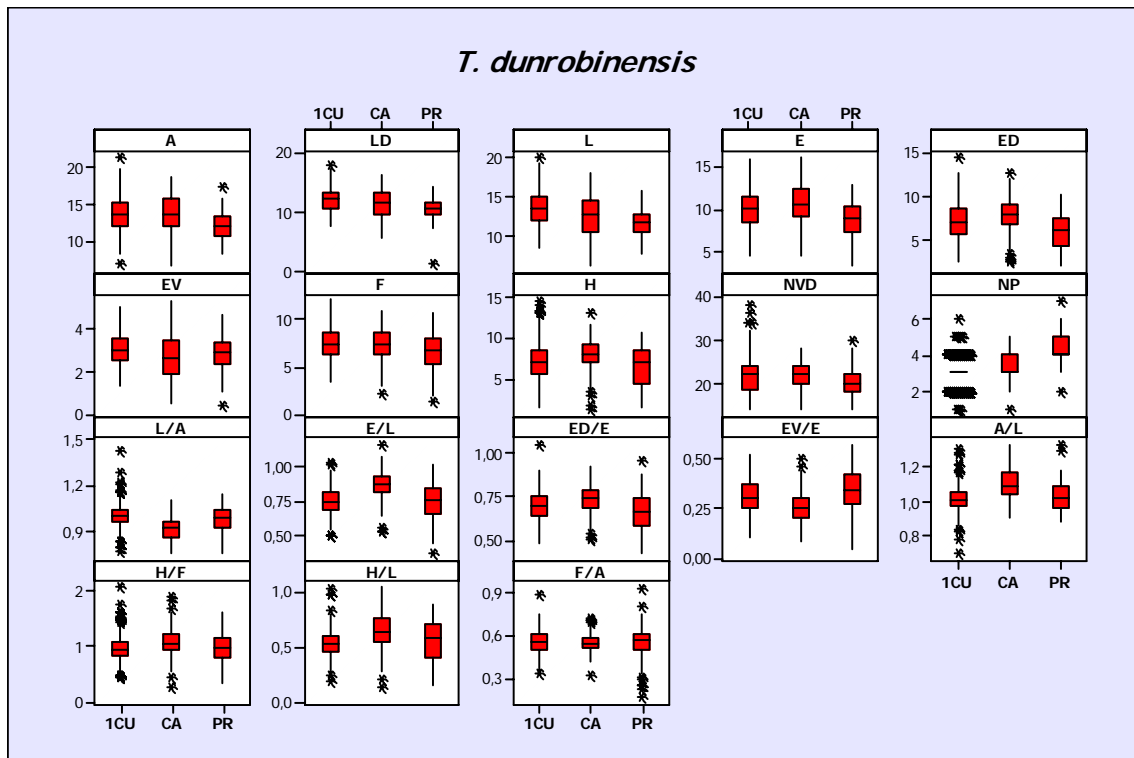


Figura 127. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *T. dunrobinensis* de las secciones de 1CU, PR y CA (Zona Jamesoni). Valores de N iguales a los de la figura 125.

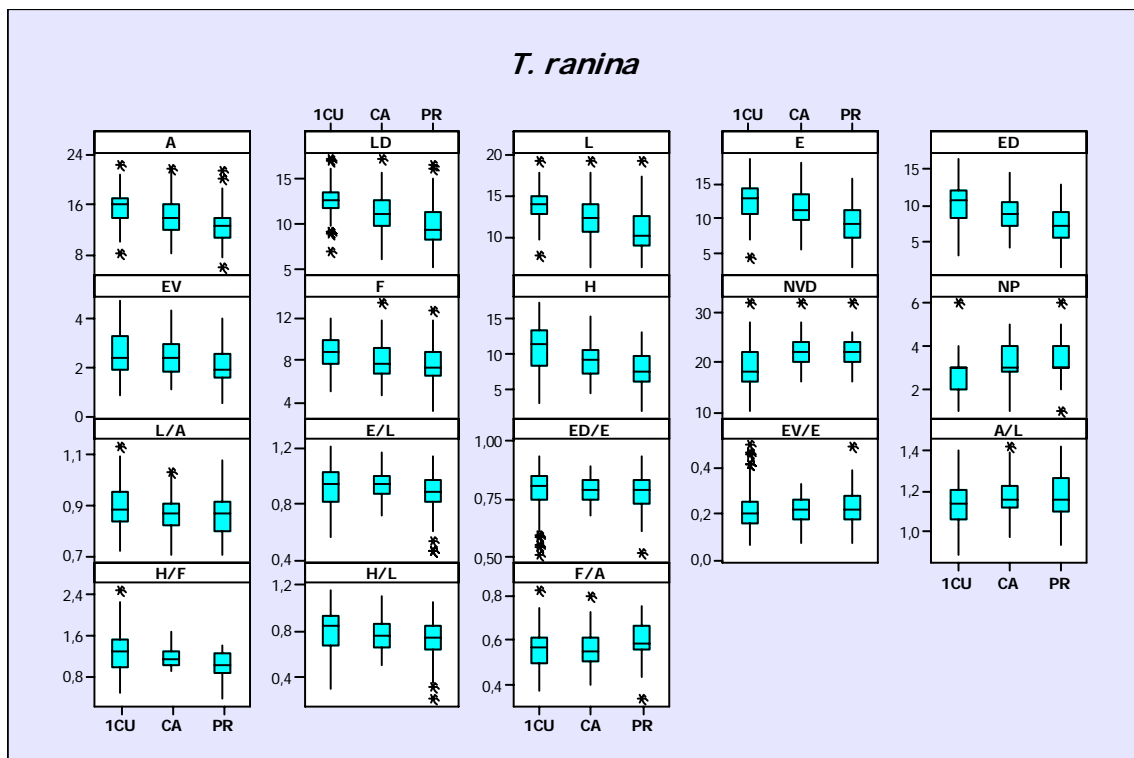


Figura 128. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *T. ranina* de las secciones de 1CU, PR y CA (Zona Jamesoni). Valores de N iguales a los de la figura 125.



La abundancia y diversidad de rinconélidos en la Zona Ibex son muy bajas. El estado de conservación de los ejemplares de *T. ranina* de Préjano no ha permitido tomar medidas y, por tanto, no se han realizado gráficos de variabilidad. En la Zona Davoei, la especie *G. amalthei* presenta dimensiones muy similares en las secciones de Préjano y Castrovido (figuras 129A y B).

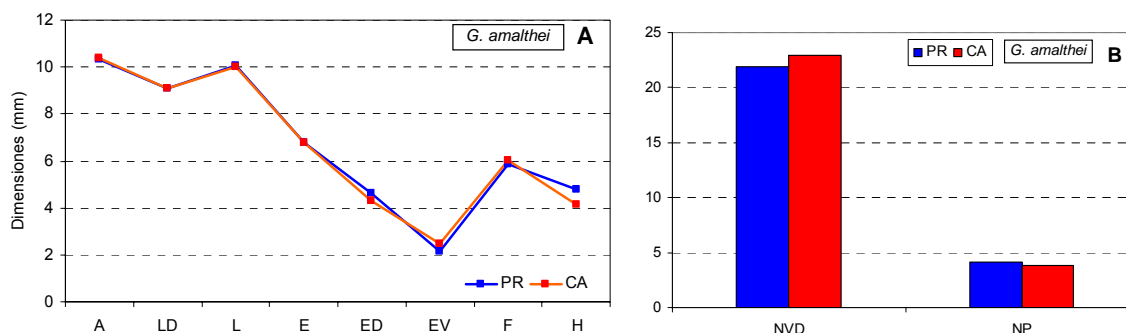


Figura 129. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en *G. amalthei* de la Zona Davoei (N=54 en PR y N=12 en CA). A) Variables continuas; B) variables discontinuas.

Los ejemplares de Préjano presentan una distribución de L, A y E mayor (figura 130), así como una variabilidad también más amplia en el número de costillas y en la anchura y altura del pliegue.

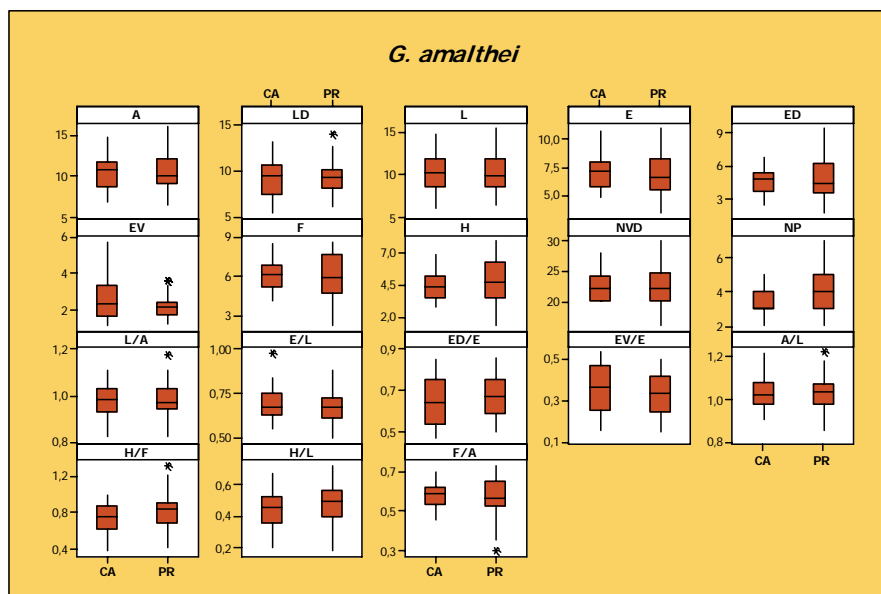


Figura 130. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *G. amalthei* de las secciones de CA y PR (Zona Davoei). Valores de N iguales a los de la figura 129.

Las dos especies del género *Gibbirhynchia* (*G. amalthei* y *G. muirwoodae*) presentes en la Zona Margaritatus de los afloramientos del Sector Septentrional muestran una distribución muy diferente de los valores medios de las variables. Los ejemplares de *G. amalthei* (figura 131A) de Préjano tienen en promedio dimensiones muy similares a los de Castrovido (ver, por ejemplo, L y A), siendo en algunos casos superiores a las de las dos secciones de comparación. En el caso de Muro de Aguas, los valores son muy próximos a los de Castrovido, con excepción de L y A. Para *G. muirwoodae*, sin

embargo, se mantiene la tendencia general de reducción de tamaño en Préjano, situándose en una posición intermedia los ejemplares de Castrovido (figura 131C).

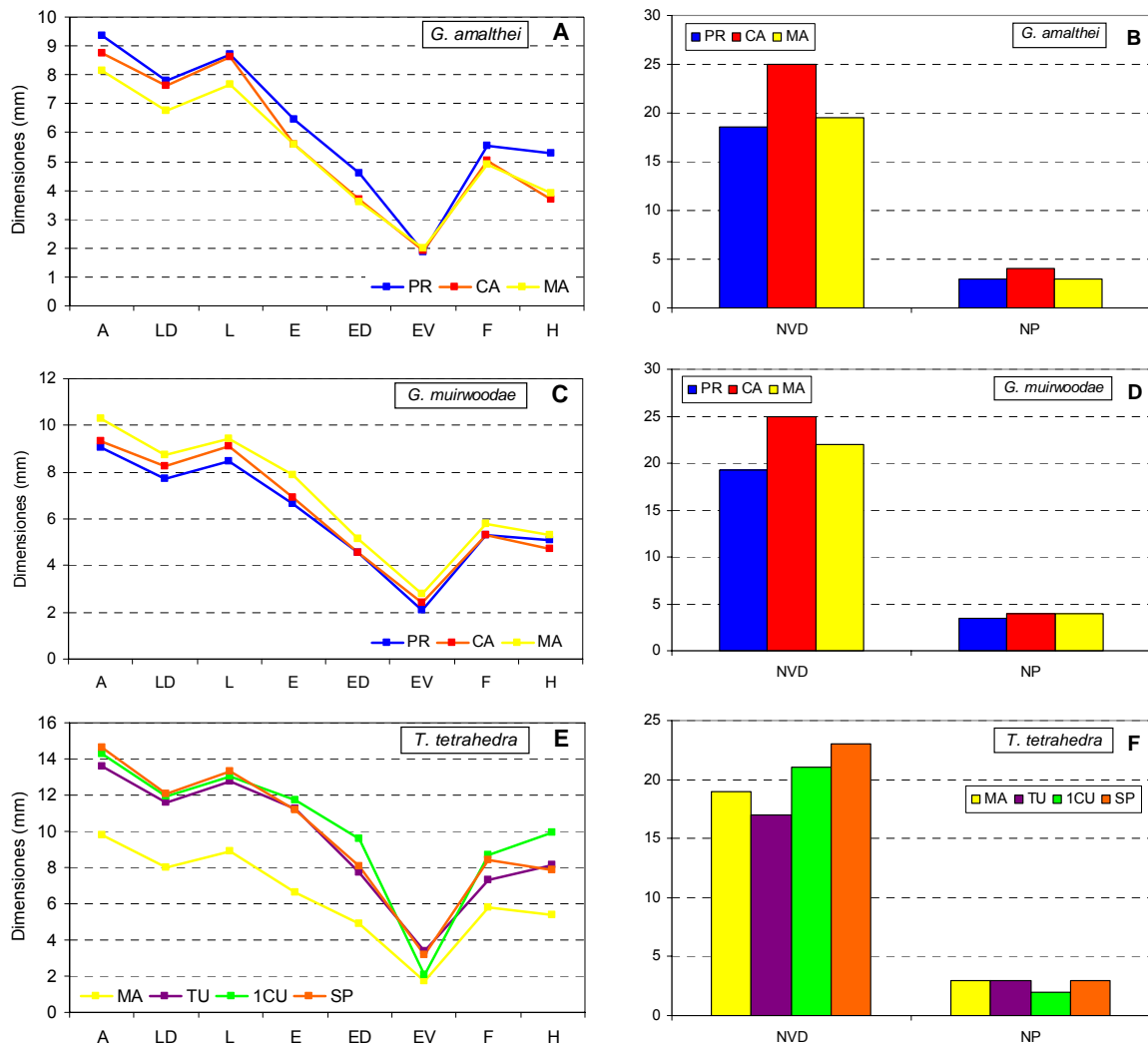


Figura 131. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en la Zona Margaritatus. A), C) y E) *G. amalthei* (N=192 en PR, N=46 en CA y N=31 en MA), *G. muirwoodae* (N=131 en PR, N=29 en CA y N=28 en MA) y *T. tetrahedra* (N=15 en MA, N=8 en TU, N=20 en 1CU y N=19 en SP); B), D) y F) variabilidad del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue.

Por lo que se refiere a *T. tetrahedra* (figura 131E), la tendencia observada en los promedios dimensionales de los ejemplares de las secciones de Turmiel, Almonacid de la Cuba 1 y Sierra Palomera es bastante coincidente, con ligeras variaciones en el espesor de las valva dorsal y ventral y en la altura del pliegue. La muestra de Muro de Aguas, sin embargo, se aleja de esta homogeneidad general, presentando valores medios de las variables mucho menores, si bien la media del número de costillas en la valva dorsal es más elevada que en Turmiel y el número de costillas en el pliegue coincide con el obtenido para los ejemplares de todas las secciones con excepción de Almonacid de la Cuba 1, donde es algo menor (figura 131F).

Si se comparan las distribuciones de los datos, se observa que para *G. amalthei* y *G. muirwoodae* la mayor dispersión se encuentra en Préjano, sección donde la amplitud de tamaños representados es más grande (figuras 132 y 133).

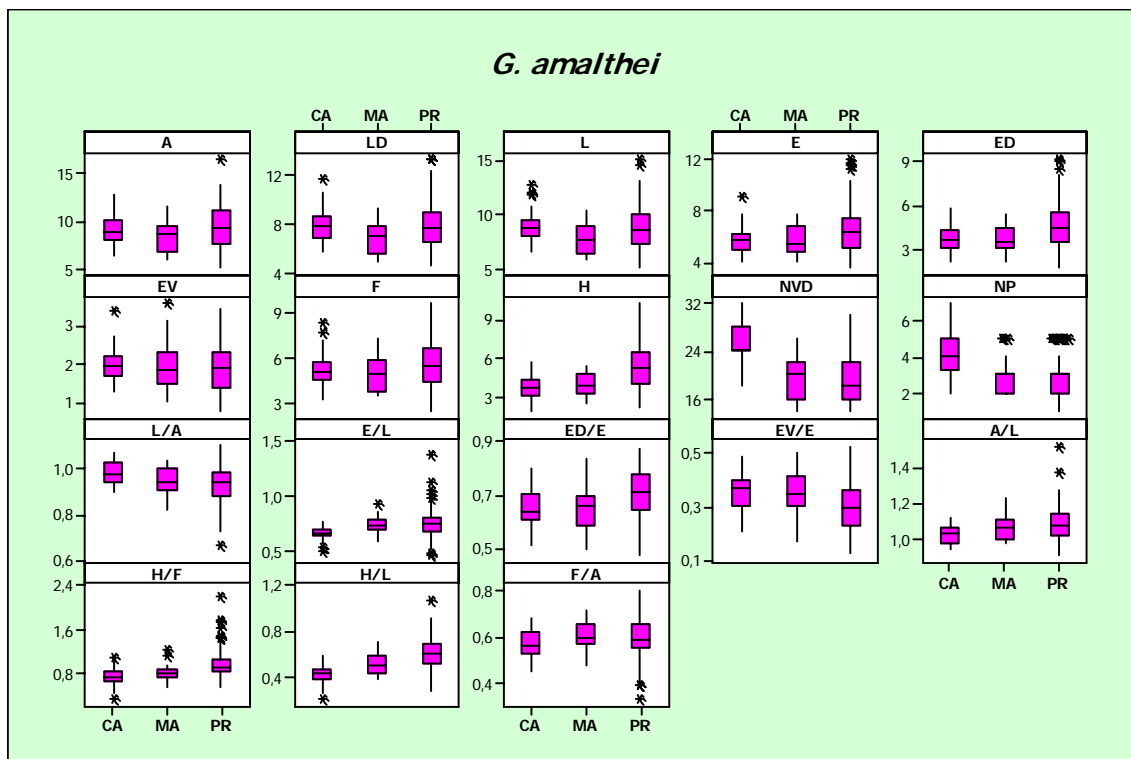


Figura 132. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *G. amalthei* de las secciones de CA, MA y PR (Zona Margaritatus). Valores de N iguales a los de la figura 131.

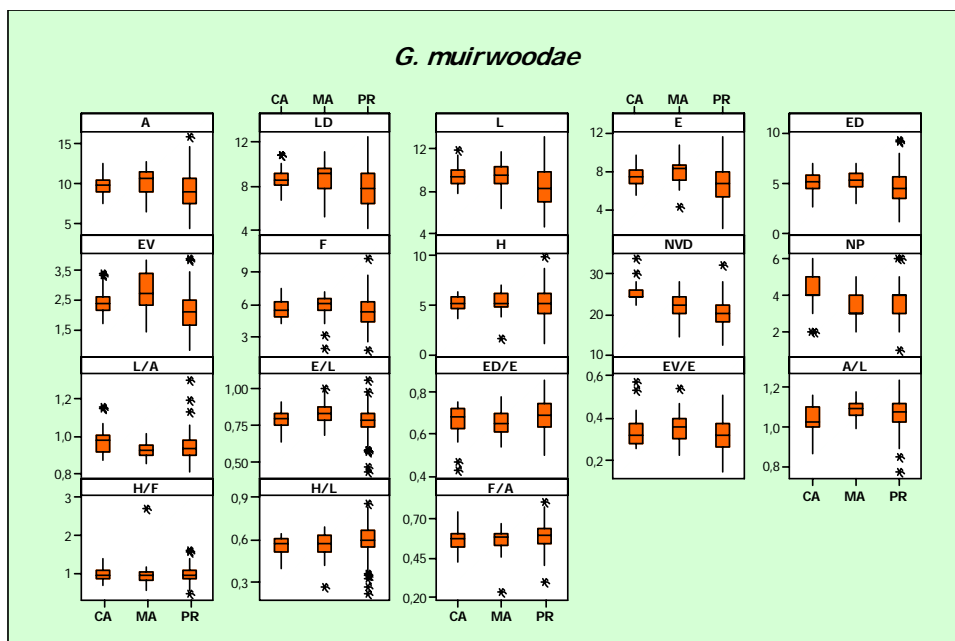


Figura 133. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *G. muirwoodae* de las secciones de CA, MA y PR (Zona Margaritatus). Valores de N iguales a los de la figura 131.

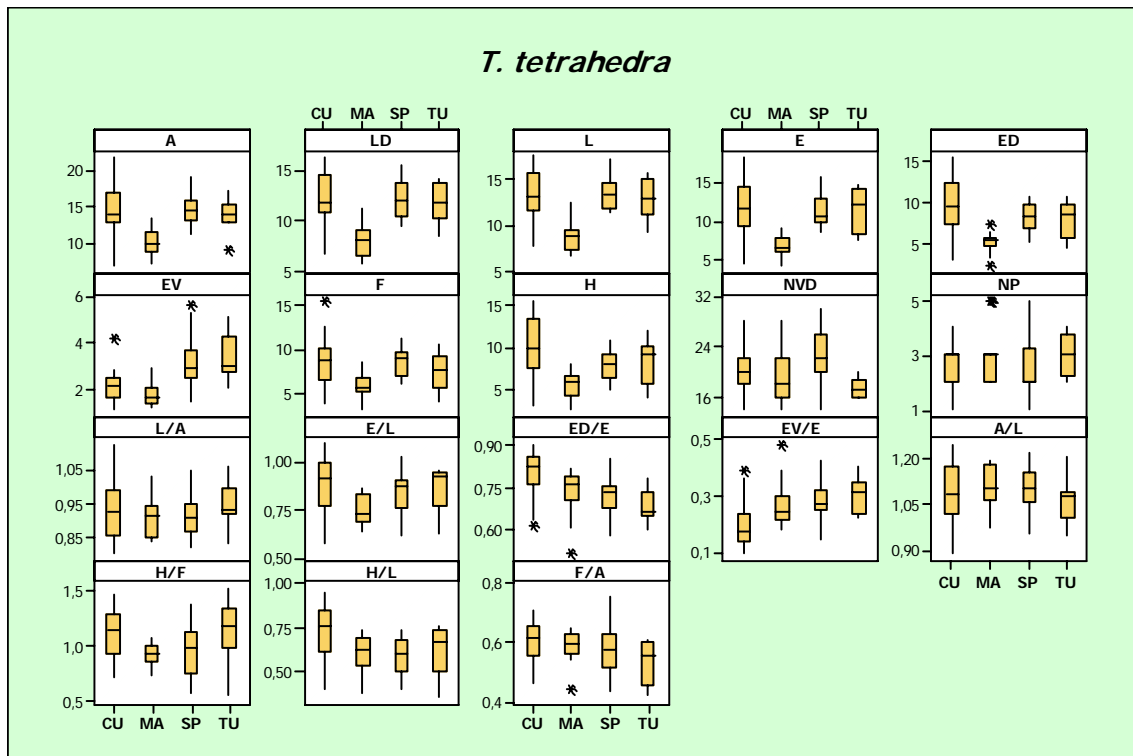


Figura 134. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *T. tetrahedra* de las secciones de CA, MA, SP y TU (Zona Margaritatus). Valores de N iguales a los de la figura 131.

Los ejemplares de *T. tetrahedra* de Muro de Aguas son los de menores dimensiones, correspondiendo a Almonacid de la Cuba 1 la mayor distribución de los valores, excepto para el número total de costillas (figura 134).

Para la Zona Spinatum, las comparaciones entre la variabilidad de los promedios dimensionales se han establecido sobre *Q. attenuata* (figuras 135A y B), *T. dumbletonensis* (figuras 135C y D) y *G. cantabrica* (figuras 135E y F). En el primer caso, los ejemplares de dimensiones mayores se localizan en la sección de Turmiel, siendo muy próximos los valores medios de la longitud en Sierra Palomera y Almonacid de la Cuba 2. Los ejemplares de mayor tamaño de la especie *T. dumbletonensis* se encuentran en Sierra Palomera, siendo muy significativas las diferencias dimensionales, fundamentalmente para el espesor y la anchura. Por último, los ejemplares de *G. cantabrica* procedentes de la sección de Almonacid de la Cuba 2 son más pequeños que los de Almonacid de la Cuba 1, si bien el promedio de costillas en las valvas y en el pliegue es similar.

Es importante destacar que en los promedios calculados para la realización de todos los gráficos de variabilidad, los valores obtenidos en la desviación estándar son bajos, es decir, los datos biométricos de cada ejemplar tienen un rango de variación muy pequeño en torno al valor central (la media en este caso). Esto implica que tales

promedios pueden constituir una buena aproximación para explicar la tendencia de los datos en la variabilidad morfológica de las muestras consideradas.

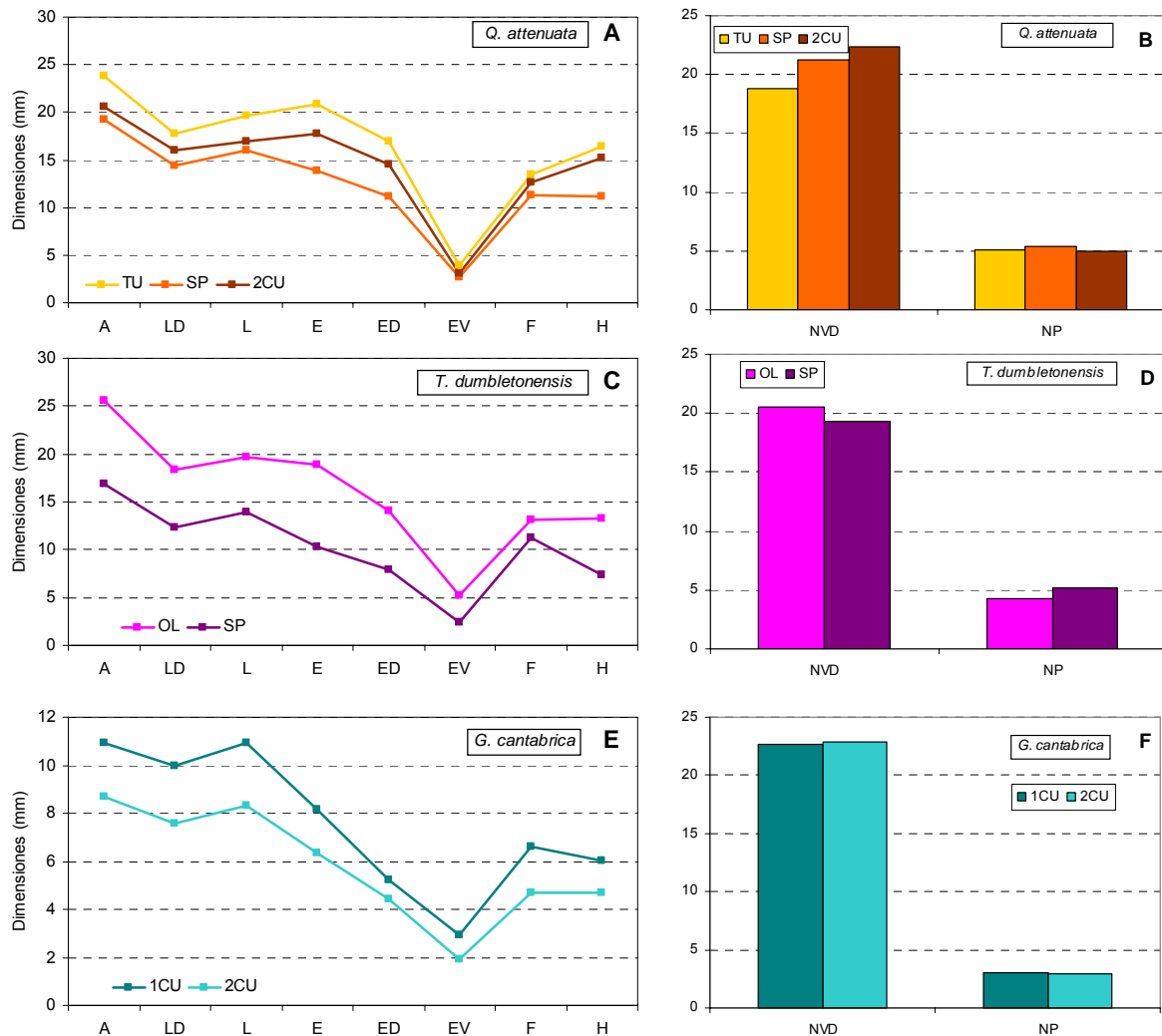


Figura 135. Variabilidad de los promedios de los parámetros dimensionales en la Zona Spinatum. A), C) y E) *Q. attenuata* (N=30 en TU, N=15 en SP y N=12 en 2CU), *T. dubletonensis* (N=3 en OL y N=7 en SP) y *G. cantabrica* (N=4 en 1CU y N=35 en 2CU); B), D) y F) variabilidad del número de costillas en la valva dorsal y en el pliegue.

*Q. attenuata* está representada por individuos con una gran diversidad de tamaños en Almonacid de la Cuba 2 (figura 136). Los ejemplares de Turmiel corresponden a un único nivel donde se alcanzan grandes tallas con un número comparativamente bajo de costillas. En Sierra Palomera se encuentran los individuos con mayor variabilidad en relación a la altura del pliegue. En relación a *G. cantabrica* (figura 137) la comparación es bastante heterogénea en cuanto a número de ejemplares. Las diferencias más significativas se expresan en términos de longitud, siendo las poblaciones de Almonacid de la Cuba 2 las de menor talla. Asimismo, la anchura y el número total de costillas son muy variables en los ejemplares de esta sección.

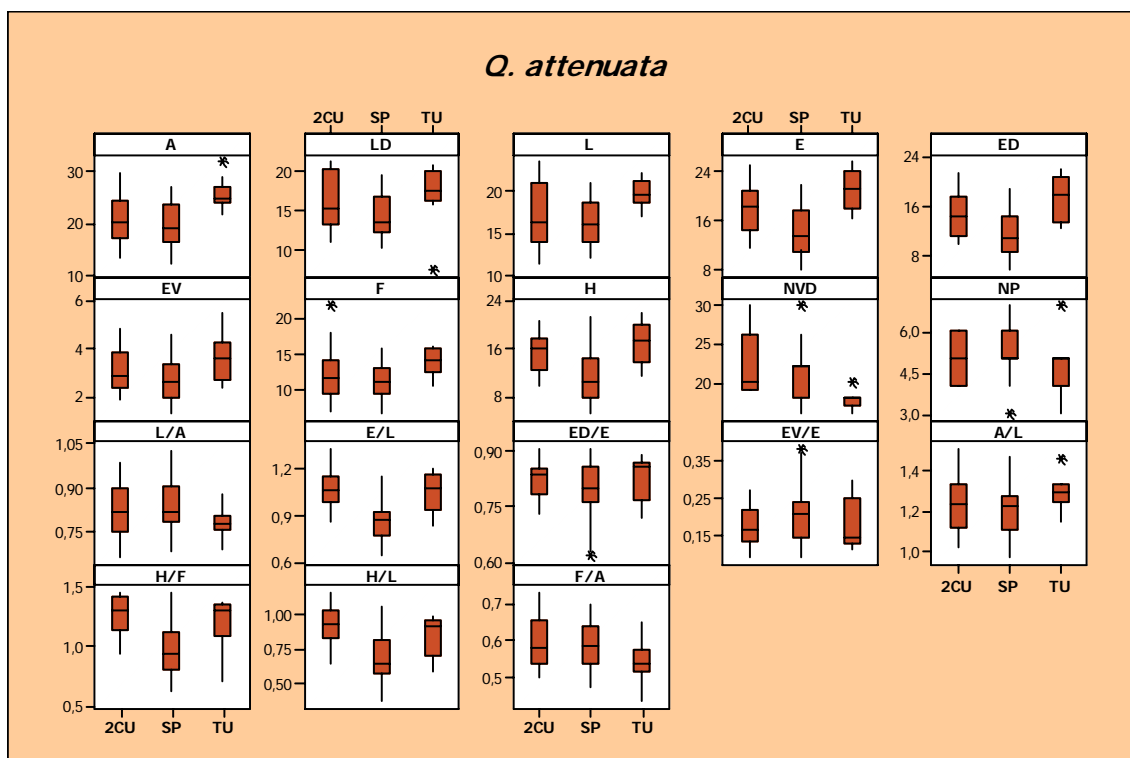


Figura 136. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *Q. attenuata* de las secciones de 2CU, SP y TU (Zona Spinatum). Valores de N iguales a los de la figura 135.

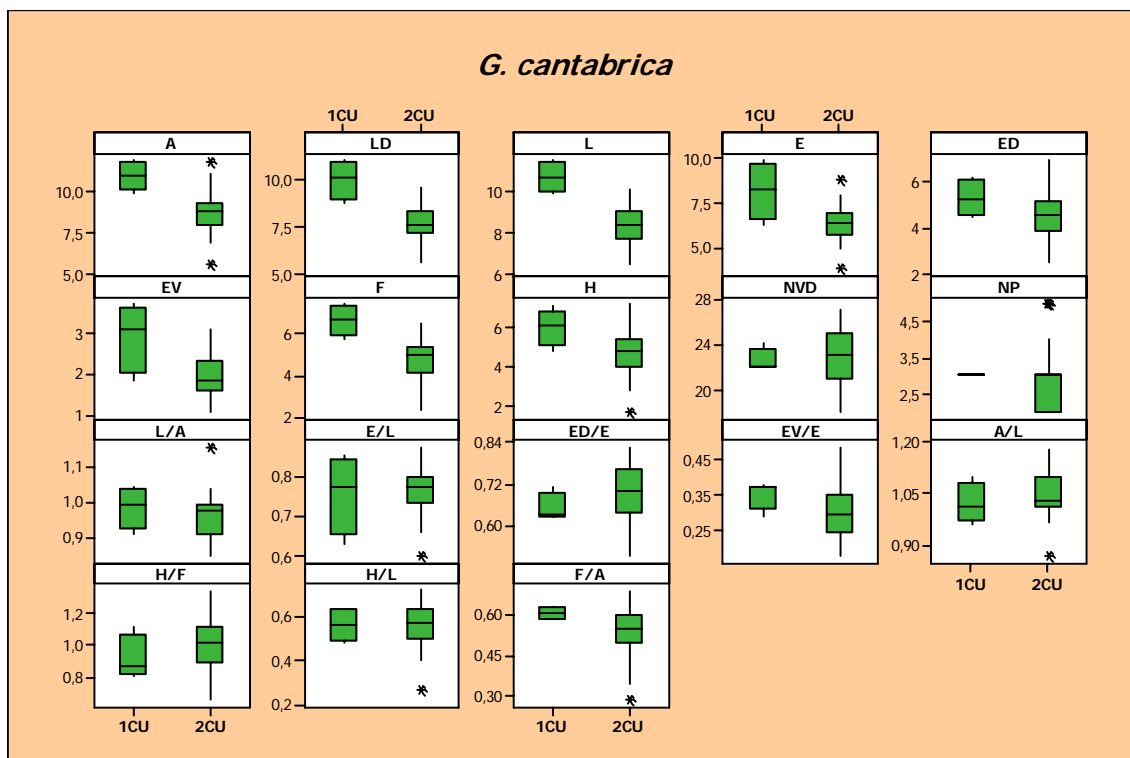


Figura 137. Gráficos de caja con la distribución de los datos de las variables y los índices obtenidos para los ejemplares de *G. cantabrica* de las secciones de 1CU y 2CU (Zona Spinatum). Valores de N iguales a los de la figura 135.

En el capítulo 8, referido a conservación del material y aspectos paleoecológicos, se abordará la interpretación de las posibles causas que condicionan las diferencias morfológicas observadas entre las poblaciones.

## 7. BIOESTRATIGRAFÍA

---

### 7.1 INTRODUCCIÓN

En 1976 GOY *et al.* reconocieron en el Jurásico Inferior de la Cordillera Ibérica varias unidades litroestratigráficas formales que, si bien fueron definidas en el Sector Septentrional de la Rama Castellana, pueden asimismo reconocerse en la mayor parte de la Rama Aragonesa y en algunos sectores de la Sierra de la Demanda. Casi una década después, COMAS-RENGIFO (1982) definió en el Pliensbachense otras unidades informales para aquellas zonas de la Cordillera Ibérica en las que, o bien las unidades eran difíciles de reconocer, o bien habían sido sustituidas lateralmente por otras.

Los Grupos Renales y Ablanquejo incluyen formaciones de edad pliensbachense que contienen braquiópodos. Dentro del Grupo Renales, la Fm Calizas y dolomías tableadas de Cuevas Labradas pertenece al Sinemuriense Superior y/o al Pliensbachense Inferior, pero no alcanza el Pliensbachense Superior en ninguna de las secciones estudiadas. Las formaciones Margas grises de Cerro del Pez y Calizas bioclásticas de Barahona (Grupo Ablanquejo) corresponden al Pliensbachense Superior en aquellas secciones en que han podido ser reconocidas. El tránsito Pliensbachense Superior-Toarciense se sitúa, según las secciones, dentro de la Fm



Barahona o bien ya en la Formación Alternancia de margas y calizas de Turmiel, también perteneciente al Grupo Ablanquejo. En la Rama Castellana los materiales del techo de la Formación Barahona son ya toarcienses, mientras que en el Sector Central de la Rama Aragonesa el límite entre ambos pisos se sitúa en el interior de la Fm Turmiel.

En algunos afloramientos de la Sierra de la Demanda y de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica se reconoce la Fm Calizas y margas de Almonacid de la Cuba, que representa el equivalente lateral del miembro superior de la Fm Cuevas Labradas (GÓMEZ *et al.*, 2003). En el sector Demanda-Cameros tiene una edad Pliensbachense Inferior (Zona Davoei) y en diversas áreas de la Rama Castellana y Aragonesa su edad comprende casi todo el Pliensbachense Inferior (Zonas Ibex y Davoei).

Las tres formaciones reconocidas en el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica (Cuevas Labradas, Cerro del Pez y Barahona) presentan una serie de características litológicas que proporcionan información sobre las condiciones en que tuvo lugar la sedimentación. La Fm Cuevas Labradas puede llegar a alcanzar espesores próximos a los 150 m en algunas secciones. Su gran extensión geográfica indica que la sedimentación se produjo en una llanura amplia, homogénea y de poca profundidad, aunque las condiciones marinas se fueron haciendo progresivamente más abiertas hacia la parte superior. El gran espesor de esta unidad revela que la plataforma estuvo afectada por procesos de subsidencia, si bien la profundidad que alcanzó nunca llegó a ser muy importante puesto que la presencia de estructuras biogénicas, como laminaciones algares, indica condiciones intermareales o submareales someras.

En algunos puntos de la cuenca, concretamente en la región de Belchite-Almonacid de la Cuba, se reconoce una unidad litológica de carácter más margoso que fue definida como Fm Calizas y margas de Almonacid de la Cuba, depositada en un ambiente de plataforma submareal de baja energía (GÓMEZ *et al.*, 2003). Su presencia indica que las condiciones en esta área fueron distintas que en el resto de la plataforma: más subsidente y con mayor aporte de terrígenos. Paralelamente, su mayor contenido fósil indica una mayor apertura a las condiciones marinas, poniendo en evidencia el inicio de la desintegración de la primitiva plataforma homogénea en áreas más y menos subsidentes por efecto de la Falla de Montalbán (MELÉNDEZ, 1997; GÓMEZ & GOY, 2004).

El resto de las unidades definidas para el Jurásico Inferior permiten reconocer la instalación progresiva de unas condiciones marinas abiertas en todo el entorno de la cuenca, siguiendo un ciclo transgresivo hasta el Toarciense Medio. A menor escala, las siguientes unidades reconocidas sobre la unidad de Cuevas Labradas (formaciones Cerro del Pez y Barahona) muestran que ese gran ciclo transgresivo

estuvo a su vez marcado por continuos avances y retrocesos del mar de menor magnitud. Esta dinámica tuvo como consecuencia la sedimentación de unidades litológicas de gran continuidad lateral en las que se pueden reconocer los sucesivos episodios sedimentarios que forman secuencias de somerización.

El ciclo transgresivo llegó a su momento máximo en el Toarciense Medio, cuando la sedimentación en toda la cuenca fue predominantemente margosa y se alcanzaron las condiciones de máxima profundidad.

## 7.2 DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES ESTUDIADAS

Como ya se ha comentado en el capítulo 4, el material estudiado procede de diez secciones estratigráficas ubicadas en la Cordillera Ibérica que han sido descritas y muestreadas con anterioridad, si bien el preciso control bioestratigráfico que aportan las sucesiones de ammonoideos registradas en la mayoría de los afloramientos, así como la abundancia de braquiópodos, nos han permitido realizar un estudio exhaustivo de la braquiofauna del Pliensbachense en esta cuenca. Para ello se ha contado con colecciones de braquiópodos procedentes de campañas de campo previas, además de con nuevo material recogido durante la realización de esta Tesis Doctoral. Cabe reseñar que para los materiales pliensbachenses de las secciones de Préjano y Muro de Aguas se ha definido una unidad informal denominada Calizas y margas bituminosas de Préjano (COMAS-RENGIFO, 1982), ya que sus características litológicas son diferentes a las de las unidades que con rango de formación se han reconocido en otros puntos de la Cordillera Ibérica. Asimismo, la bioestratigrafía recogida en las columnas no muestra siempre el mismo nivel de detalle, debido a que el hallazgo de fósiles de ammonites es escaso y discontinuo en algunos afloramientos. Por consiguiente, la ausencia de taxones característicos no ha permitido establecer los límites de las biozonas en cuatro de las secciones estudiadas: Talveila, La Ventosa del Ducado, Renales y Sierra Palomera. A continuación se describen someramente las características de los tramos litológicos de cada sección, incluyendo la columna estratigráfica de referencia y la distribución temporal de los taxones de rinconélidos descritos en el capítulo de paleontología. La relación de ejemplares estudiados y su asignación a las diferentes secciones se recoge en el Anexo I. La leyenda de los materiales que componen cada perfil se incluye en la figura 138.

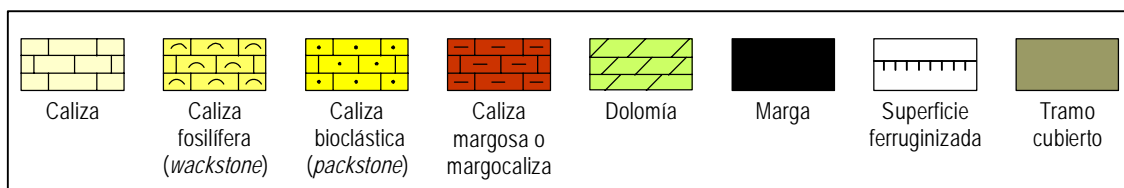


Figura 138. Leyenda litológica de las secciones estudiadas en este trabajo.

## SECTOR SEPTENTRIONAL

### Sección de Castrovido (CA) (Figuras 139 y 140)

La sección de Castrovido se localiza en el Sector Suroccidental de la Sierra de la Demanda, dentro de la provincia de Burgos. Se sitúa en las proximidades de la carretera que va de la localidad de Castrovido a Arroyo de Salas, concretamente al oeste de dicha carretera, por el interior del denominado Barranco de las Alicantas. Está incluida en la hoja nº 277 (Salas de los Infantes) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (GIL & ZUBIETA, 1978). Las coordenadas de la base del corte son 42° 3' 34" N y 3° 16' 38" E.

Constituye de una de las secciones estratigráficas más completas y, por lo tanto, más representativas del Jurásico Inferior en esta área. Fue estudiado por MENSINK (1965), quien distinguió el Sinemuriense y el Pliensbachense Inferior, con una potencia de 72 m, y el Pliensbachense Superior, con un espesor de 17 m. En el Pliensbachense Inferior cita la presencia de "*Rh.* *ranina* SUESS, "*Rh.* *linki* CHOFFAT, "*Rh.* *curviceps* (QUENSTEDT), "*Rh.* *rimosa* (VON BUCH) y "*Rh.* *dumbletonensis* DAVIDSON, además de espiriféridos y terebratulidos. En el Pliensbachense Superior reconoce la presencia de "*Rh.* *dumbletonensis* DAVIDSON.

Otros trabajos bioestratigráficos y/o sedimentológicos sobre el Jurásico Inferior de Castrovido son los realizados por SCHMIDT-EFFING (1972), VALLADARES (1976a, 1976b, 1980), GIL & ZUBIETA (1978), COMAS-RENGIFO (1981, 1982), RODRÍGUEZ-SOTO (1986), SOLER (1986), COMAS-RENGIFO *et al.* (1988), HERRERO (1992) y MARTÍNEZ (1992).

En esta sección se han reconocido diez tramos litológicos (D-M) correspondientes a las unidades litoestratigráficas formales definidas para la Cordillera Ibérica (COMAS-RENGIFO *et al.*, 1988). De este modo, la Fm Cuevas Labradas de edad Pliensbachense Inferior incluye los tramos D-J y los primeros niveles del tramo K; la Fm Cerro del Pez, el resto de los niveles del tramo K; y la Fm Barahona comprende las unidades L-M, correspondiendo la mayor parte del tramo K y los tramos L y M completos al Pliensbachense Superior. En la parte inferior dominan las calizas litográficas grises, en bancos finos y medios, que corresponden generalmente a *mudstones*. Después aparece una alternancia de calizas bioclásticas y margas y margocalizas, fundamentalmente *wackstones* y *packstones*. Por último se encuentran calizas bioclásticas que terminan con una superficie ferruginizada. A continuación se incluye un breve resumen de la descripción de las unidades.

El tramo D (9,7 m, niveles 1-20) está constituido por calizas bioturbadas con intercalaciones de niveles margosos. El contenido paleontológico consiste en escasos

ammonites, braquiópodos, belemnites, bivalvos, gasterópodos y equinodermos. Los rinconélidos están representados por *T. dunrobinensis*, presente de forma muy abundante en diez niveles de este tramo, sobre todo en el primero en el que se ha registrado esta especie (CA-2).

El tramo E (11,7 m, niveles 21-51) consta de calizas estratificadas en capas de espesor medio a grande con un contenido fósil muy escaso. La especie *T. dunrobinensis* se registra con muy pocos ejemplares en cuatro niveles de la parte inferior y media de esta unidad.

El tramo F (8,82 m, niveles 52-70) se compone de una alternancia de calizas y margas. Los niveles de calizas van aumentando su potencia hacia el techo de la unidad, mientras que las capas margosas se van haciendo más delgadas. Los fósiles son poco frecuentes. En relación a los rinconélidos, persiste el registro escaso de *T. dunrobinensis* y se detecta la primera aparición de *T. ranina*.

El tramo G (11,32 m, niveles 71-99) está constituido por una sucesión de calizas en capas medias y gruesas que muestran una ligera bioturbación. El contenido fósil es muy escaso, estando ausentes los rinconélidos.

El tramo H (13,52 m, niveles 100-138) está formado por una alternancia de calizas y margas. Los fósiles son poco abundantes, con presencia de escasos ammonites, braquiópodos, corales y equinodermos. *T. dunrobinensis* y *T. ranina* sólo están presentes en dos niveles de esta unidad.

El tramo I (27,35 m, niveles 139-208) se compone de una alternancia de calizas y margas, concentrándose los niveles margosos hacia la parte media de la unidad. Las capas de calizas conforman potentes bancos a muro y a techo del tramo, que termina con una superficie ferruginosa. No hay prácticamente registro de macrofósiles en esta unidad, no habiéndose encontrado rinconélidos.

El tramo J (12,05 m, niveles 209-248) consta de una alternancia de calizas en capas medias y finas, y margas. El contenido paleontológico está constituido por braquiópodos, ammonites, bivalvos, gasterópodos y equinodermos. Por lo que se refiere a los rinconélidos, son muy numerosos y diversos. En esta unidad se registran por última vez las especies *T. dunrobinensis* y *T. ranina* y aparecen otras nuevas como *T. tetrahedra*, *G. curviceps*, *G. amalthei* y *C. cf. briseis*. Es significativa la abundancia de rinconélidos en el nivel CA-215, con 110 ejemplares de *T. dunrobinensis* y 120 de *G. curviceps*.

El tramo K (17,64 m, niveles 249-317) es una unidad eminentemente margosa con finas intercalaciones de calizas y representa el tránsito al Pliensbachense Superior. El registro fósil es muy abundante y está representado por ammonites, belemnites, braquiópodos, bivalvos y equinodermos. Los rinconélidos son también muy numerosos, habiéndose encontrado *G. amalthei*, *G. muirwoodae* y *C. cf. briseis*. En el nivel CA-260 se han recogido 68 ejemplares de *G. amalthei* y 32 de *G. muirwoodae*.

El tramo L (7,94 m, niveles 318-340) está formado por calizas de espesor variable, muy bioturbadas, con algunas intercalaciones margosas. El contenido fósil es abundante y está representado por braquiópodos, belemnites, bivalvos y ammonites. Los rinconélidos son más escasos que en los dos tramos anteriores. Se ha detectado la última aparición de *G. amalthei*, prosigue el registro de *G. muirwoodae* y se encuentra un único nivel con 4 ejemplares de la especie *F. furcata*.

El tramo M (8,23 m, niveles 341-360) está constituido por capas de calizas bioclásticas de espesor variable que van disminuyendo su potencia hacia el techo de la unidad (figura 139). Son frecuentes los braquiópodos, belemnites, bivalvos y ammonites. Los rinconélidos sólo se han identificado en un único nivel de la base del tramo y están representados por un ejemplar de *G. muirwoodae*.



Figura 139. Sección de Castrovido: límite Pliensbachense-Toarciense.

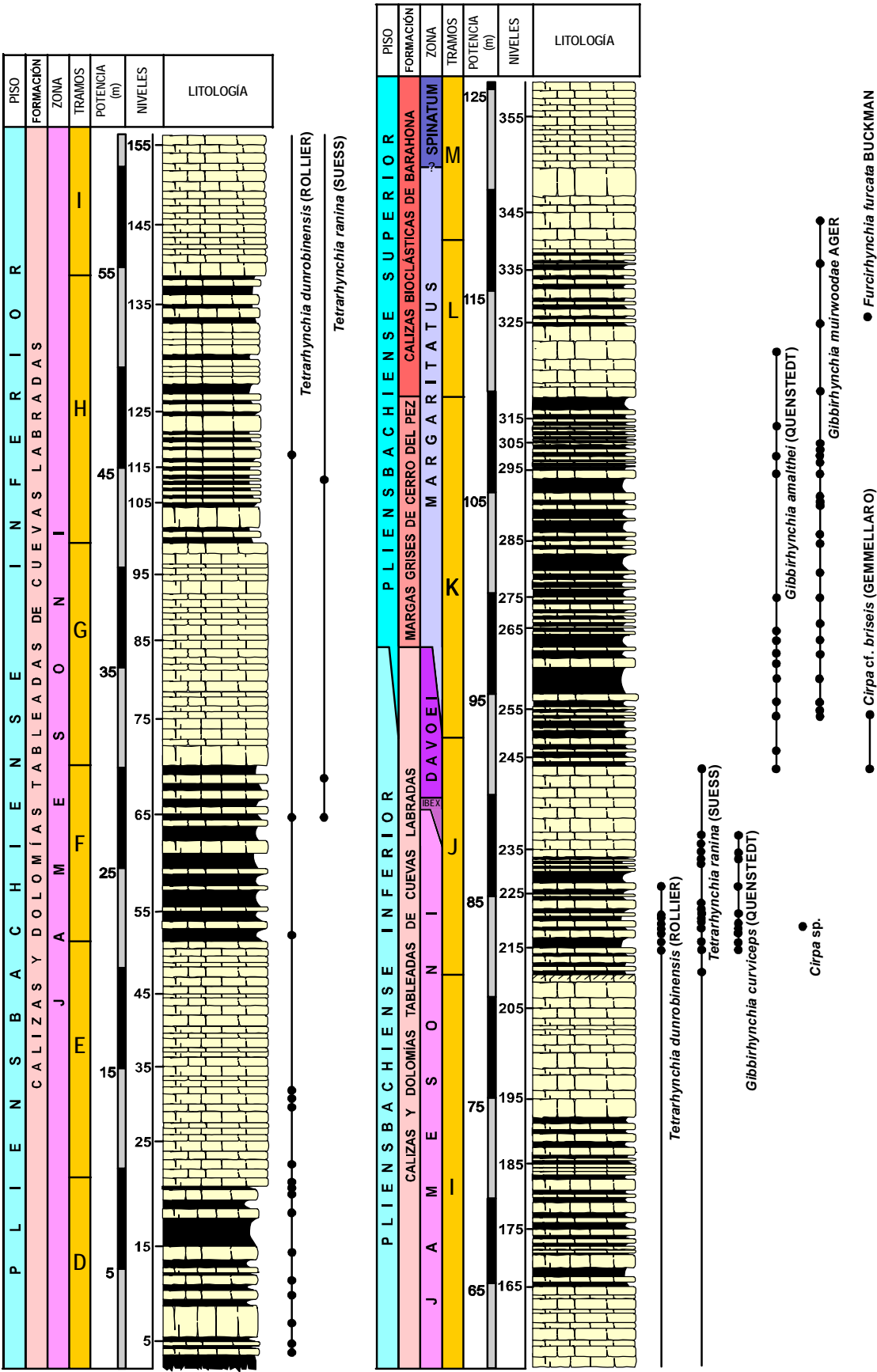


Figura 140. Columna estratigráfica de la sección de Castrovido mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO *et al.* (1988).

Sección de Préjano (PR) (Figuras 141-145)

La sección de Préjano se sitúa en la provincia de Logroño, a 1,5 km hacia el SW del pueblo del mismo nombre, siguiendo el antiguo camino que va de Préjano a Enciso. Se incluye en la hoja nº 242 (Munilla) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (HERNÁNDEZ *et al.*, 1990). Las coordenadas de la base del corte son 42º 10' 30" N y 1º 29' 35" E.

La primera descripción se debe a MENSINK (1965), quien atribuye al Pliensbachense una potencia total de 66,5 m. Establece las siguientes zonas de ammonites y cita los siguientes rinconélidos:

- Pliensbachense Inferior: reconoce las zonas Jamesoni y Davoei. En la Zona Jamesoni no cita ningún rinconélido, mientras que en Davoei encuentra "*Rh. dumbletonensis*", "*Rh. curviceps*" y "*Rhynchonella*" sp.
- Pliensbachense Superior: reconoce las zonas Margaritatus y Spinatum sin diferenciar subzonas. En la Zona Margaritatus no cita ninguna especie de rinconélido, pero en la Zona Spinatum encuentra "*Rh. amalthei*" y "*Rhynchonella*" sp.

COMAS-RENGIFO (1982) revisa esta sección con motivo de su Tesis Doctoral, realizando un corte estratigráfico completo desde el Triásico Superior hasta el Hettangiense-Sinemuriense. Para las unidades inferiores reconoce cuatro tramos con la siguiente sucesión: 27 m de dolomías grises, 29 m de brechas calcáreas grises, 61 m de calizas litográficas y calizas oolíticas y 77,5 m de calizas fosilíferas negras y calizas litográficas. Define nueve tramos litológicos (A-I) para los materiales atribuidos al Pliensbachense, situando el límite entre ambos pisos dentro del tramo E. Asimismo, identifica todas las zonas y subzonas de ammonites reconocidas para el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica, excepto el límite entre las subzonas Capricornus y Figulinum de la Zona Davoei.

En relación a las unidades litoestratigráficas formales definidas por GOY *et al.* (1976) para otros puntos más meridionales de la Cordillera Ibérica, en la sección de Préjano esta autora reconoce la Fm Cuevas Labradas para el Pliensbachense Inferior, dentro de la que establece el límite Sinemuriense Superior-Pliensbachense, y la Fm Turmiel, en la que sitúa el límite Pliensbachense Superior-Toarciense. Define una nueva unidad litoestratigráfica informal denominada Calizas y margas bituminosas de Préjano a la que atribuye la mayor parte de los materiales de edad Pliensbachense de esta sección. Esta unidad corresponde al equivalente lateral de parte de la Fm Cuevas Labradas y de las formaciones Cerro del Pez y Barahona.



Otros trabajos sobre geología y paleontología del Jurásico Inferior en esta sección son los de ALONSO & GÓMEZ VELASCO (1980), GOY & URETA (1981), URETA (1985), HERRERO (1992) y MARTÍNEZ (1992). Recientemente, ARIAS (2009) ha caracterizado las faunas de ostrácodos del Pliensbachiense de Préjano, estableciendo comparaciones con las asociaciones de otras áreas europeas.



Figura 141. Sección de Préjano: aspecto general.

La división en tramos de esta sección es la siguiente (figuras 142-144):

El tramo A (7,25 m, niveles 1-37) está constituido por calizas litográficas y margas lajosas que dan un resalte topográfico. Los fósiles más frecuentes son bivalvos, braquiópodos, gasterópodos y equinodermos. Entre los rinconélidos se encuentran *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*. En los niveles 18, 22 y, en menor medida, el 26, son muy abundantes los ejemplares de ambas especies, habiéndose registrado 104 individuos de *G. curviceps* y 26 de *T. dunrobinensis* en el nivel 18; 88 y 25 en el nivel 22; y 37 y 32 en el nivel 26, respectivamente.

El tramo B (6,76 m, niveles 38-83) consta de una alternancia de calizas litográficas y/o fosilíferas y margas grises de aspecto irregular que termina en una capa con manchas ferruginizadas (figura 145). Dominan restos fósiles de bivalvos, seguidos de los braquiópodos. Son escasos los de equinodermos, gasterópodos, ammonites y corales. Con relación a los rinconélidos, son mucho menos abundantes en este tramo que en el anterior, habiéndose encontrado *G. curviceps*, *T. dunrobinensis* y *T. ranina*.



El tramo C (13,15 m, niveles 84-188) está formado por una alternancia de calizas litográficas negras y margas o margocalizas gris oscuro, lajosas, con predominio de las margas (figura 145). Los fósiles más frecuentes son bivalvos y braquiópodos y son escasos los ammonites y equinodermos. Entre los rinconélidos, se registran las últimas apariciones de *G. curviceps*, *T. dunrobinensis* y *T. ranina*.

El tramo D (2,40 m, niveles 189-205) está constituido por una alternancia de calizas litográficas grises y/o margocalizas lajosas que constituyen una cornisa de aspecto irregular. Los fósiles son escasos en este tramo, destacando por su abundancia relativa los bivalvos pertenecientes al género *Gryphaea*. No se han encontrado rinconélidos.

El tramo E (15,60 m, niveles 206-322) está formado por una alternancia de calizas fosilíferas grises y margocalizas lajosas o nodulosas grises. En la parte media de esta unidad la alternancia adquiere un aspecto bastante regular. Son frecuentes los niveles bioturbados con nódulos ferruginosos de pequeño tamaño. Entre los fósiles, dominan los bivalvos y braquiópodos, estando presentes en menor proporción los gasterópodos, belemnites y ammonites. Los rinconélidos están representados por las primeras apariciones de *G. amalthei* y *T. tetrahedra*.

El tramo F (4,40 m, niveles 323-376) está constituido por una alternancia de calizas fosilíferas grises y margas y/o margocalizas grises y lajosas, con planos de estratificación irregulares y predominio de las calizas. Las margas están bioturbadas con frecuencia. Predominan los fósiles de bivalvos, braquiópodos y equinodermos. Entre los rinconélidos se ha encontrado *G. amalthei*, registrándose también en este tramo la última presencia de *T. tetrahedra*.

El tramo G (16,40 m, niveles 377-459) está formado por una alternancia de calizas fosilíferas y bioclásticas grises, muy bioturbadas, y potentes niveles de margas y/o margocalizas lajosas y nodulosas. Abundan los pectínidos de diferentes tamaños, ostreidos, crinoideos, belemnites y braquiópodos. Entre los rinconélidos se han encontrado las especies *G. amalthei* y la primera aparición de *G. muirwoodae*. *G. amalthei* es especialmente abundante en el nivel 399, con 100 ejemplares y en el 401, con 44. Por su parte, la especie *G. muirwoodae* está representada por 27 y 43 ejemplares en la parte final del tramo (niveles 429 y 433, respectivamente).

Los tramos H-I (16,75 m, niveles 460-547) están constituidos por una alternancia de calizas fosilíferas grises con pequeños nódulos ferruginosos y margas grises. Contienen abundantes pectínidos y belemnites, aunque no han proporcionado fósiles de rinconélidos. Por esta razón, en la figura 144 sólo se ha representado una parte del tramo H correspondiente a los niveles 460-470.

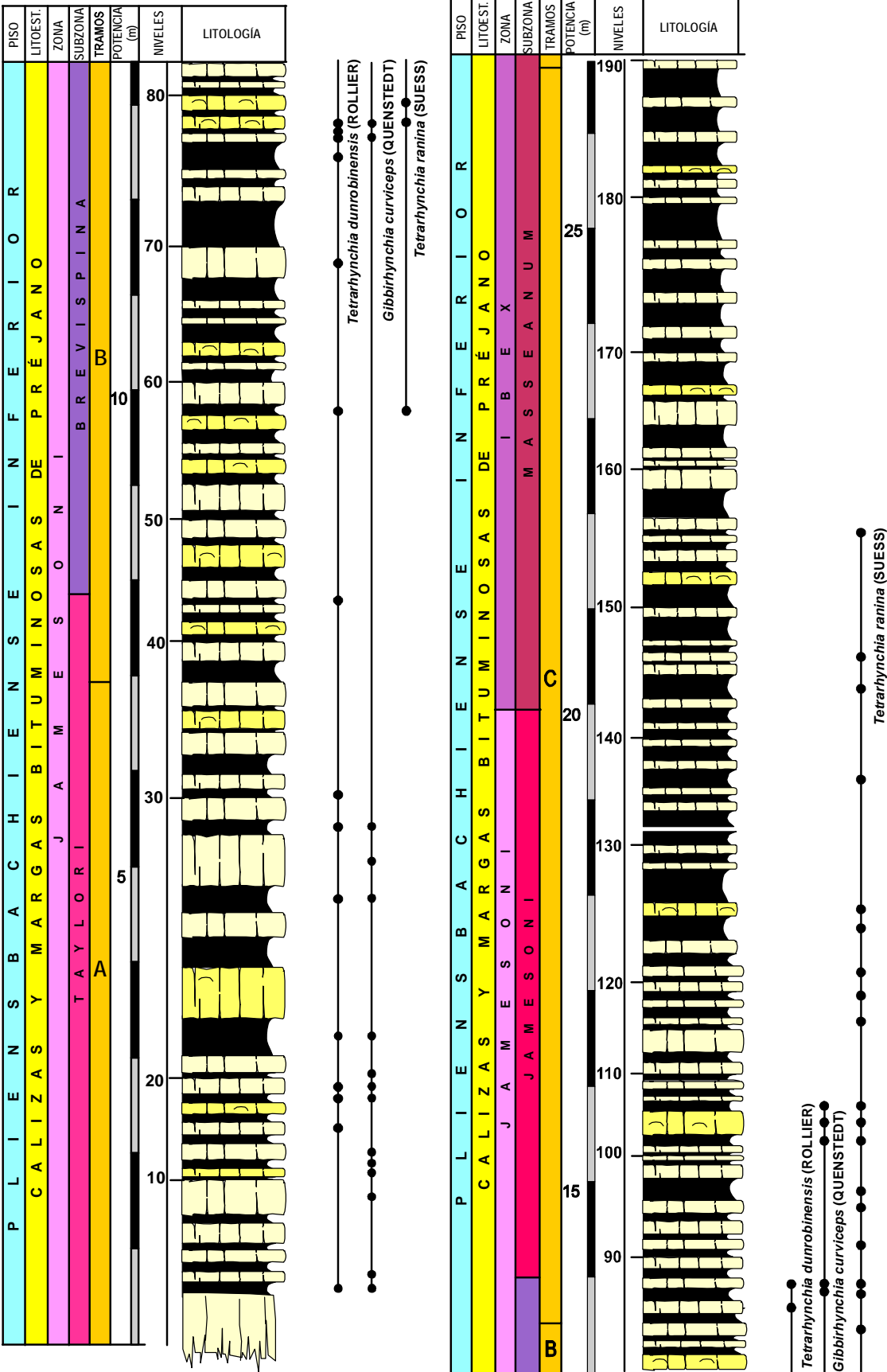


Figura 142. Columna estratigráfica de la sección de Préjano mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en los tramos A-C. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

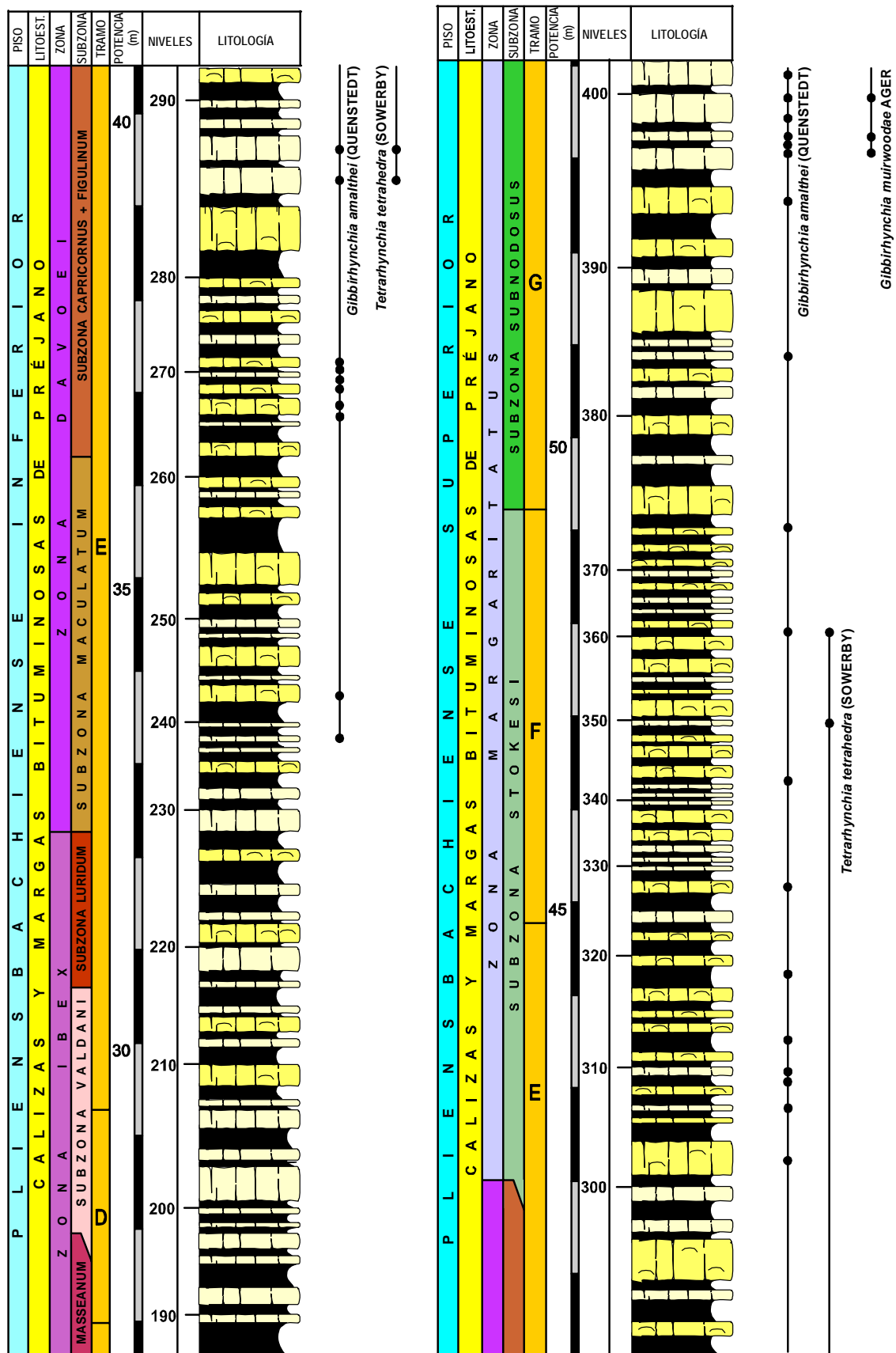


Figura 143. Columna estratigráfica de la sección de Préjano mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en los tramos D-G. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

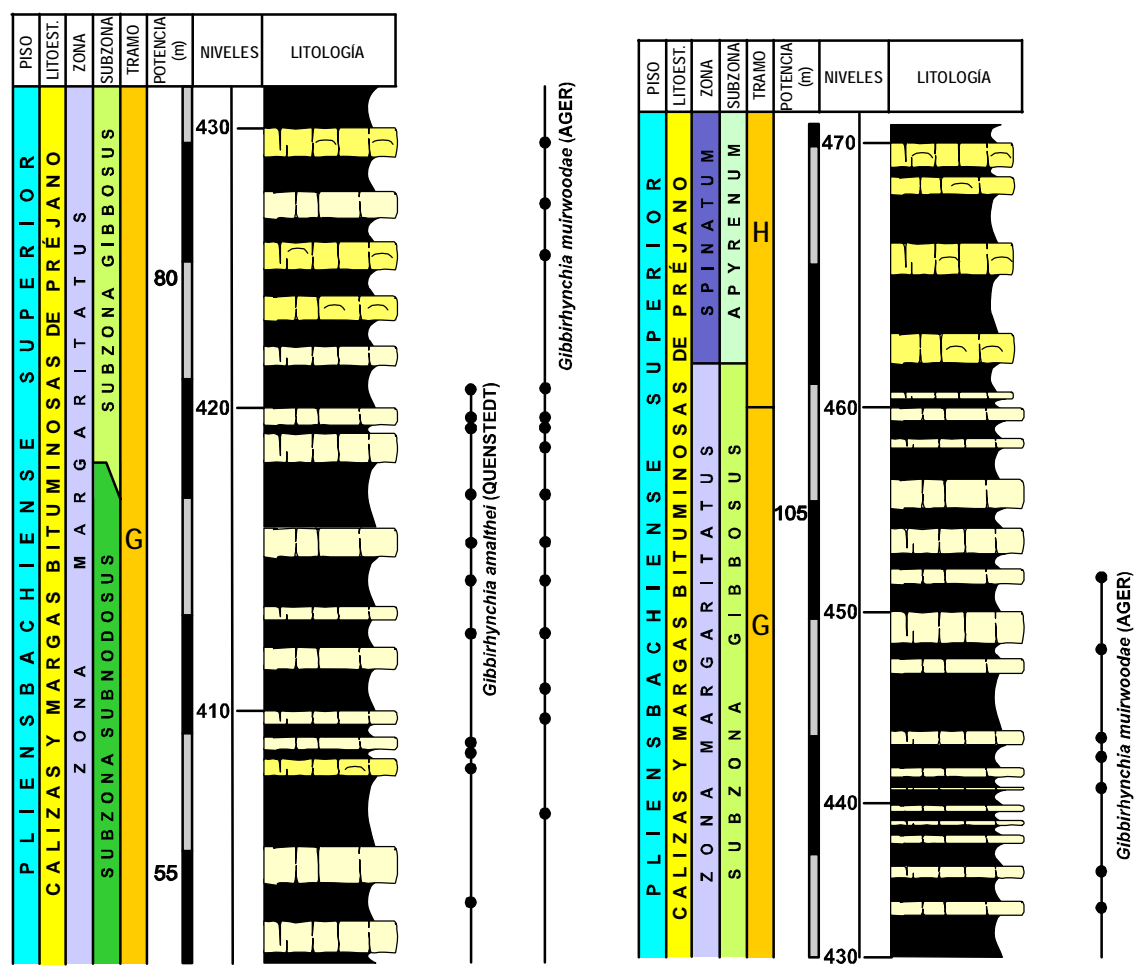


Figura 144. Columna estratigráfica de la sección de Préjano mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en los tramos G-H. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

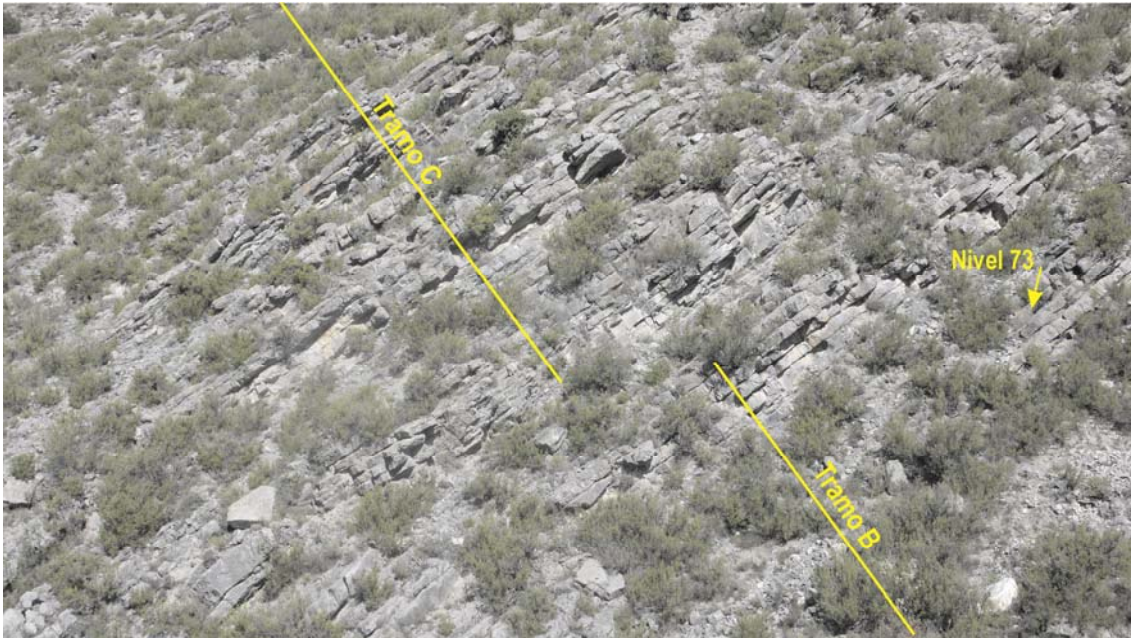


Figura 145. Sección de Préjano. Parte final del tramo B (niveles 38-83) y tramo C (niveles 84-188).

Sección de Muro de Aguas (MA) (Figuras 146-148)

Se ubica en la Sierra de Cameros, provincia de Logroño, en la parte derecha de la carretera entre Arnedo y Muro de Aguas. Está incluido en la hoja nº 281 (Cervera del Río Alhama) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (DURANTEZ *et al.*, 1978). Las coordenadas de la base del corte son 48º 8' 20" N y 1º 34' 40" E.

La sucesión Sinemuriense Superior - Pliensbachense en esta localidad fue estudiada desde el punto de vista bioestratigráfico por ALONSO *et al.* (1981). Estos autores distinguen nueve tramos litológicos en dos secciones situadas al N y NE de Muro de Aguas, atribuyendo al Sinemuriense Superior un espesor de 4 m, al Pliensbachense Inferior una potencia aproximada de 30 m y al Pliensbachense Superior, unos 28 m. El límite inferior del Pliensbachense no se marca con precisión, mientras que el límite Pliensbachense Superior-Toarciense se sitúa a unos 7 m de la alternancia de calizas margosas y margas.

El Pliensbachense Superior de Muro de Aguas (figura 146) fue estudiado también por COMAS-RENGIFO (1982) durante su Tesis Doctoral. El Pliensbachense Inferior en esta sección se presenta muy fracturado, lo que hace muy difícil la reconstrucción. Sin embargo, en la sección de Préjano, situada a unos 8 km de la de Muro de Aguas, los materiales de esta edad afloran en mejores condiciones y presentan tramos litológicos similares y correlacionables con los de Muro de Aguas. El Pliensbachense Superior y el tránsito al Toarciense en esta área pueden observarse con mayor facilidad debido a las condiciones de afloramiento de los materiales.

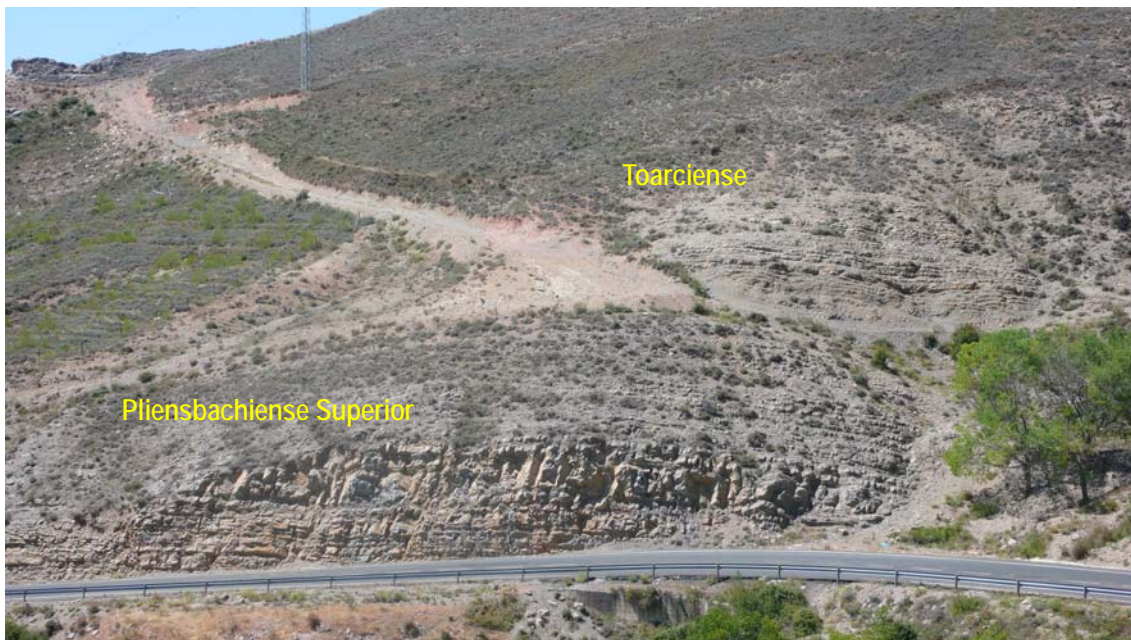


Figura 146. Sección de Muro de Aguas: aspecto general.



En la columna estratigráfica del Pliensbachense Superior de Muro de Aguas (figura 148) se ha representado el tramo G (Zona Margaritatus) y el inicio del H (Zona Spinatum) correspondientes a la unidad litoestratigráfica informal Calizas y margas bituminosas de Préjano (COMAS-RENGIFO, 1982). El único tramo que ha proporcionado fósiles de rinconélidos es el G. A continuación se describen sucintamente.

El tramo G (18,90 m, niveles 126-197) está constituido por una alternancia de calizas fosilíferas y calizas bioclásticas con margas y margocalizas de aspecto lajoso. Los fósiles más abundantes son pectínidos, ostreidos, crinoideos, braquiópodos y belemnites. Entre los rinconélidos encontrados en este tramo, se han registrado *G. amalthei*, *G. muirwoodae*, *T. tetrahedra* y *T. cf. subconcinna*.



Figura 147. Sección de Muro de Aguas: detalle del aspecto del tramo G perteneciente a la Zona Margaritatus.

El tramo H (7,90 m, niveles 198-263) está formado por una alternancia irregular de calizas fosilíferas bioturbadas y margosas y/o margocalizas lajosas. El contenido fósil es variable, siendo los pectínidos, belemnites y ammonites los más abundantes, mientras que otros bivalvos y los braquiópodos son relativamente escasos en todo el tramo. No se han encontrado rinconélidos.

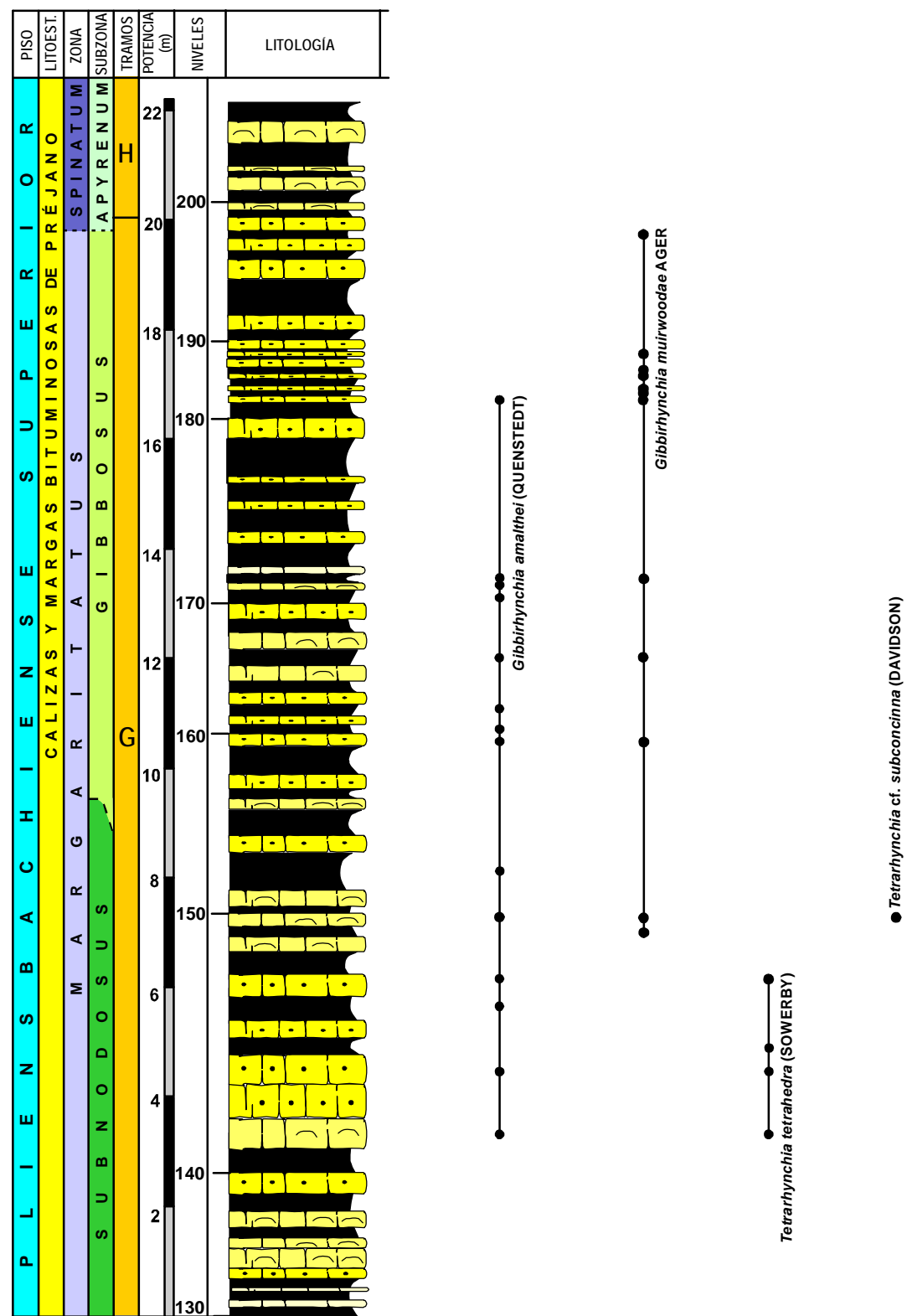


Figura 148. Columna estratigráfica de la sección de Muro de Aguas mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

Sección de Talveila (TV) (Figuras 149 y 150)

La sección de Talveila se sitúa en la provincia de Soria, al sur de la Sierra de Urbión, en un barranco localizado al este del camino que conduce a Cantalucía. Se incluye en la hoja nº 348 (San Leonardo de Yagüe) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (QUINTERO *et al.*, 1977). Las coordenadas de la base del corte son 0° 43' 10" N y 41° 45' 40" E.

Esta sección fue descrita por primera vez por COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988), aunque dos años antes, URETA & GOY (1986) aportaron datos importantes acerca del tránsito Toarciense-Aalenense en esta localidad. COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988) realizan un estudio sobre la litoestratigrafía, bioestratigrafía, sedimentología y evolución tectonosedimentaria del Jurásico Inferior (intervalo Hettangiense-Toarciense) en esta localidad, estableciendo además un conjunto de unidades tectonosedimentarias que pueden correlacionarse con las definidas para la Cordillera Ibérica por YÉBENES *et al.* (1988). La serie se compone de 11 tramos litológicos (A-K) con un espesor total de 170 m.

Los materiales que afloran entre el Sinemuriense Superior terminal y el comienzo del Pliensbachiense Inferior son los únicos que han proporcionado fósiles de rinconélidos y comprenden los tramos 21-35, correspondientes a la unidad D de COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988). Por debajo, las unidades A, B y C (tramos 1-20) corresponden a paquetes de dolomías de colores claros, frecuentemente laminadas y que se alternan con niveles de calizas hacia la parte superior de la unidad C.



Figura 149. Sección de Talveila. Izquierda: *hardground* en la base del tramo 21. Derecha: aspecto de la Unidad D.



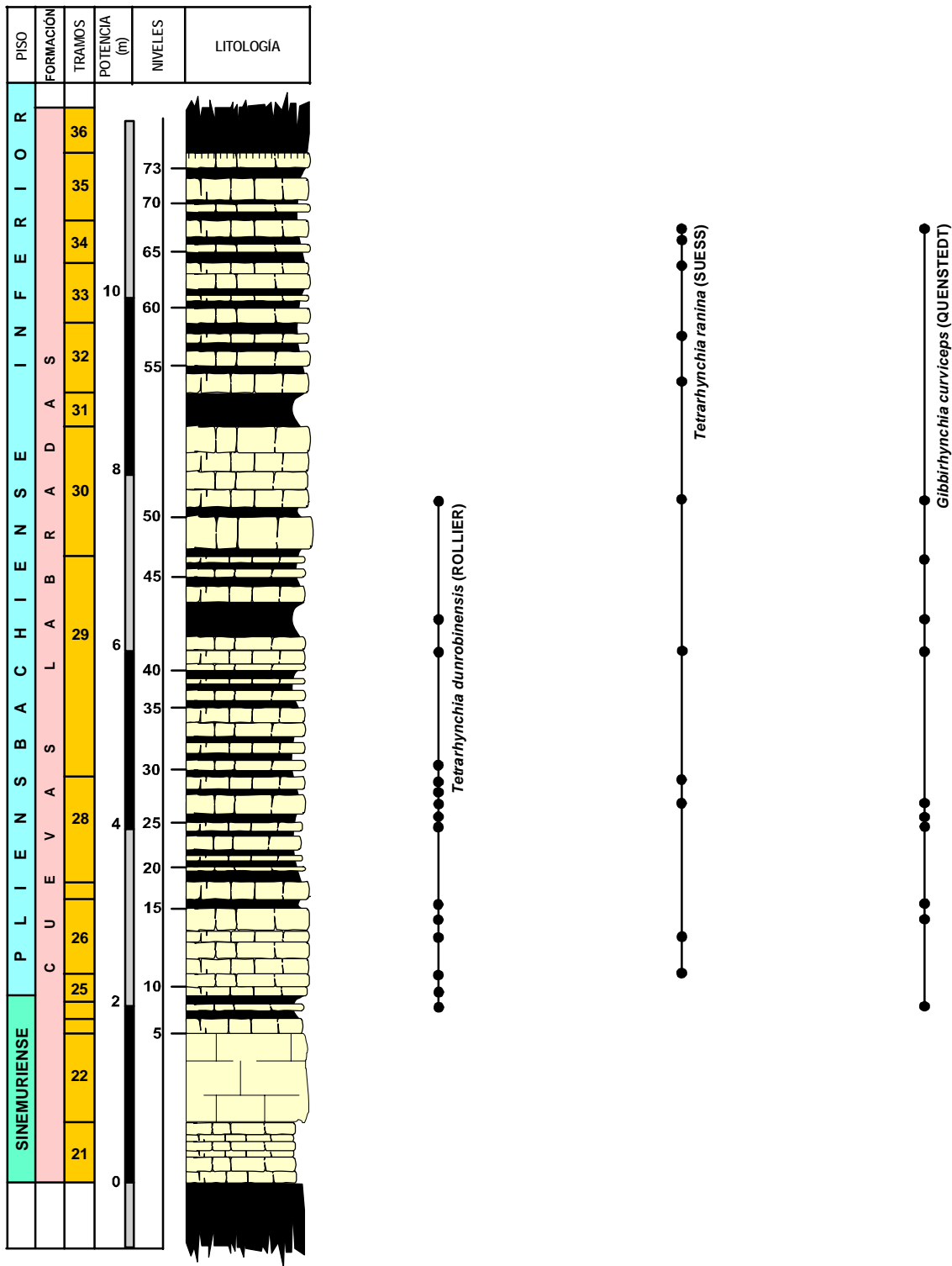


Figura 150. Columna estratigráfica de la sección de Talveila mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en la Unidad D (tramos 21-35). Modificada de COMAS-RENGIFO & YÉBENES (1988).

La unidad D (12 m, tramos 21-35) está constituida por una alternancia irregular de calizas y margocalizas en capas finas y medias (figuras 149 y 150). El techo de la unidad termina con una superficie ferruginizada. Los primeros ammonites se localizan

en la base de esta unidad, por encima de los últimos niveles dolomíticos. Se trata de *Paltechioceras* sp., presentes en los niveles 3, 5 y 9, lo que permite atribuir estas capas a la parte media-superior de la Zona Raricostatum del Sinemuriense Superior. Por otra parte, el límite inferior del Pliensbachense no se ha podido marcar con precisión, ya que por encima de los echiocerátidos no se han encontrado ammonites hasta el nivel 49. Se trata de *Radstockiceras involutum* (POMPECKJ, 1906), citado en las subzonas Taylori y Polymorphus del Pliensbachense Inferior (COMAS-RENGIFO & YÉBENES, 1988).

Por lo que se refiere al contenido paleontológico, los fósiles más abundantes son los de braquiópodos, bivalvos, crinoides, equínidos, gasterópodos y, en la mitad inferior de la unidad, de ammonites. Entre los rinconélidos se han recogido *T. dunrobinensis*, *T. ranina* y *G. curviceps*.

## RAMA CASTELLANA

### Sección de la Ventosa del Ducado (OL) (Figuras 151-153)

Se ubica en la provincia de Guadalajara y se observa a lo largo de la carretera local que une Alcuneza con La Ventosa del Ducado, localidad de la que toma el nombre, a ambos márgenes del Barranco de la Cueva. Se incluye en la hoja nº 461 (Sigüenza) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (ADELL *et al.*, 1978). Las coordenadas de la base del corte son 41° 9' 7" N y 2° 35' 48" O.

La sección fue estudiada y descrita por COMAS-RENGIFO (1982), quien reconoce para el Pliensbachense Inferior una unidad litoestratigráfica formal definida con anterioridad: la Fm Cuevas Labradas (figura 151), que incluye los miembros Calizas y Dolomías microcristalinas y Dolomías, Calizas y Margas verdes. Las formaciones Cerro del Pez, Barahona y la parte superior de Turmiel se reconocen en otro afloramiento que se sitúa al sur de la localidad de la Ventosa del Ducado. A los materiales de los tramos A-I se les ha atribuido una edad Pliensbachense Inferior y a los comprendidos entre los tramos J-N, Pliensbachense Superior. La base del corte está constituida por dolomías masivas o mal estratificadas que dan un fuerte resalte topográfico y que corresponden a la parte inferior de la Fm Cuevas Labradas.

Se incluye a continuación una breve descripción de los tramos.

El tramo A (5,60 m, nivel 1) está constituido por calizas fosilíferas masivas que muestran progresivamente hacia el techo una estratificación más marcada. Los macrofósiles son escasos en todo el tramo, con excepción del último metro, donde el

registro paleontológico es muy variado y abundante. Son frecuentes los moldes internos de bivalvos y braquiópodos, siendo escasos los ejemplares completos. En el nivel OL-2 se encuentran los primeros ejemplares de *T. dunrobinensis*.

El tramo B (15,10 m, niveles 2-9) está formado por calizas fosilíferas algo margosas que forman secuencias en las que la parte inferior está representada por capas finas de calizas de aspecto noduloso-lajoso y la parte superior por capas medias y gruesas de calizas masivas. Los fósiles son en general escasos y su presencia va disminuyendo hacia el techo. En los tres primeros metros son frecuentes los bivalvos y escasos los braquiópodos y crinoideos, si bien entre los rinconélidos se han encontrado representantes de *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*.

El tramo C (14,85 m, niveles 10-13) se compone de calizas litográficas estratificadas en capas de potencia variable. El contenido paleontológico es muy escaso y no se han registrado niveles con rinconélidos.



Figura 151. Sección de La Ventosa del Ducado. Aspecto de la Fm Cuevas Labradas con niveles dolomíticos en la base. Los primeros niveles bioclásticos se sitúan a techo de las dolomías.

El tramo D (17,80 m, niveles 14-20) está constituido por calizas litográficas que presentan intercalaciones de calizas bioclásticas distribuidas irregularmente en canales de potencia y amplitud variables (figura 152). Los macrofósiles son escasos en todo el tramo, excepto en los canales bioclásticos en los que aparecen concentrados a techo del tramo. Se han reconocido bivalvos, siendo los braquiópodos el grupo dominante con registro de las últimas *G. curviceps* y ?*S. cf. squamiplex* (5 ejemplares en el nivel 20).

El tramo E (16,40 m, niveles 21-24) está formado por dolomías en las que se pueden reconocer restos de bivalvos y equinodermos. No hay registro de rinconélidos en este tramo.



Figura 152. Sección de La Ventosa del Ducado. Izquierda: Fm Cuevas Labradas con paquetes de calizas que van dando resalte hasta el tramo D, donde afloran las dolomías de esta formación. Derecha: detalle del nivel 20 del tramo D correspondiente a un relleno de canal con abundantes rinconélidos.

Los tramos F, G y H (36,40 m, niveles 25-33) se componen de dolomías que conforman capas de diferente espesor, con predominio de las gruesas. En su base pueden aparecer dolomías en capas finas que producen pequeños entrantes topográficos. En lámina delgada se han reconocido restos de bivalvos y equinodermos dolomitizados, pero no se han encontrado rinconélidos.

El tramo I (9,35 m, niveles 34-39) está constituido por una alternancia de dolomías y margas con un intervalo de aproximadamente 5 m cubierto por cultivos. El contenido paleontológico está formado exclusivamente por bivalvos.

El tramo J (10,70 m, niveles 40-59) está formado por un importante paquete de margas con intercalaciones muy finas de calizas margosas que se van haciendo más frecuentes hacia el techo. Los macrofósiles son muy abundantes y diversos, con presencia de bivalvos, equinodermos, gasterópodos, belemnites y braquiópodos. Por lo que se refiere a los rinconélidos, en la base del tramo se registra la primera aparición de *T. subconcinna* y la primera y única de *T. tetrahedra*.

El tramo K (2,35 m, niveles 60-63) se compone de una alternancia de calizas margosas bioclásticas y margas. El contenido paleontológico es relativamente abundante, encontrándose bivalvos, braquiópodos, belemnites y equinodermos. Entre los rinconélidos se ha reconocido la especie *G. muirwoodae*, cuyo único registro se sitúa en el nivel 61 de esta unidad.

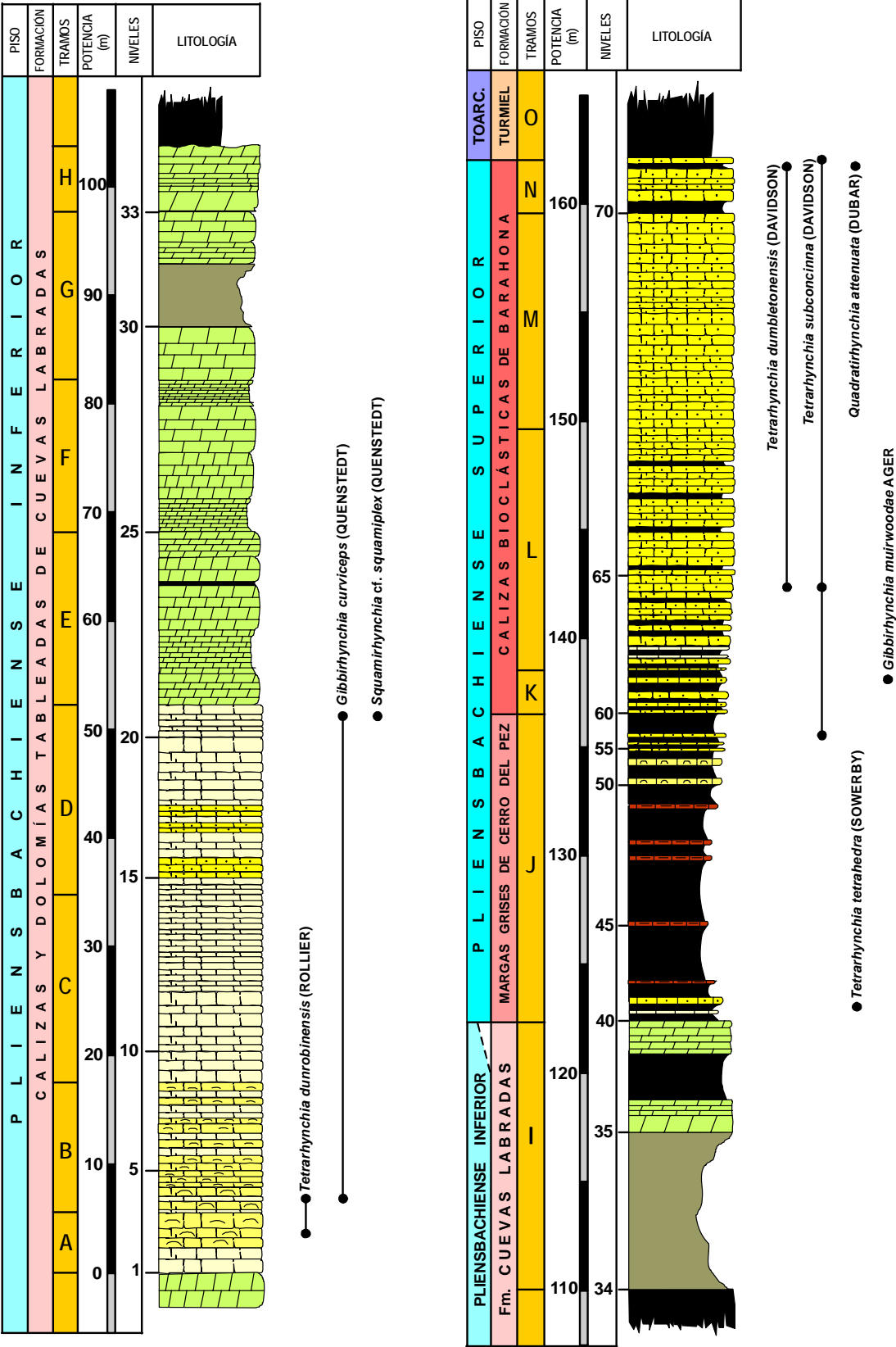


Figura 153. Columna estratigráfica de la sección de La Ventosa del Ducado mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

El tramo L (7,20 m, niveles 64-65) está constituido por calizas bioclásticas con intercalaciones muy finas de margas y margocalizas. Destaca la presencia de bivalvos, braquiópodos y belemnites. Los rinconélidos están representados por *T. dumbletonensis*, que aparece por primera vez, y *T. subconcinna*.

El tramo M (7,40 m, niveles 66-67) está formado por un potente banco de calizas bioclásticas intensamente bioturbadas. Aunque el contenido paleontológico es relativamente abundante (bivalvos, belemnites y braquiópodos), no se han encontrado rinconélidos en este tramo.

El tramo N (2,20 m, niveles 68-73), constituido por una alternancia de calizas bioclásticas con finas pasadas de margas. Son frecuentes los bivalvos y braquiópodos, localizándose en este tramo los últimos registros de *T. dumbletonensis* y *T. subconcinna*, así como el primero y único de *Q. attenuata*. Por encima se reconocen los niveles margosos de la Fm Turmiel.

#### Sección de Renales (RE) (Figuras 154-157)

Ubicada en la provincia de Guadalajara, la sección se ha realizado a lo largo de la carretera que une los pueblos de Laranueva y Renales. Corresponde a la hoja nº 487 (Ledanca) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (GARCÍA & KINDELAN, 1951). Las coordenadas son 42° 3' 34" N y 3° 16' 38" W.

Los primeros estudios sobre el Jurásico de esta localidad se deben a SÁNCHEZ DE LA TORRE *et al.* (1971) y GOY (1974a y b), quienes describen las unidades litoestratigráficas de esta área. Posteriormente, GOY *et al.* (1976) consideran este corte como la localidad tipo del Grupo Renales, que comprende las formaciones Imón, Cortes de Tajuña y Cuevas Labradas. En 1978, YÉBENES *et al.* realizan un estudio más detallado en la localidad próxima de Cortes de Tajuña, aportando datos que permiten atribuir al Pliensbachense, en el Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica, la mayor parte de la Fm Cuevas Labradas. Unos años más tarde, COMAS-RENGIFO (1982) estudia en su Tesis Doctoral la sucesión de ammonites en los materiales pliensbachenses de esta localidad.

En la sección de Renales el registro de rinconélidos es muy escaso y se limita a los tramos A, K y L. Sin embargo, se incluye en este trabajo por tratarse de un corte de referencia en el estudio del Pliensbachense de la Rama Castellana.

La descripción sucinta de los tramos se expone a continuación. La base de la sección está constituida por dolomías estratificadas en bancos gruesos que dan un fuerte resalte y corresponden a la Fm Cuevas Labradas.



El tramo A (10 m, nivel 1) está constituido por una alternancia de calizas litográficas y calizas fosilíferas en niveles de potencia diferente y ligeramente bioturbados. El contenido fósil está representado por bivalvos, gasterópodos, corales y braquiópodos. En este tramo, constituido exclusivamente por un nivel, se ha encontrado el primer y único registro de *T. ranina*.

El tramo B (15 m, niveles 2-3) se compone de calizas litográficas que conforman capas de espesor variable, con predominio de las gruesas de aspecto masivo con planos de escasa continuidad lateral. Los macrofósiles son muy poco frecuentes en todo el tramo, no habiéndose detectado la presencia de rinconélidos.

El tramo C (17,20 m, niveles 4-6) está formado por calizas litográficas intercaladas con calizas bioclásticas que constituyen canales de potencia y amplitud variables. Los macrofósiles son muy escasos excepto en los citados canales, en los que aparecen ejemplares de rinconélidos y espiriferínidos muy fragmentados de muy difícil identificación. En los primeros 7 m hay acumulaciones de crinoideos.

El tramo D (13,60 m, niveles 7-8) está constituido por una alternancia de dolomías y calizas, con predominio de las dolomías en la parte inferior del tramo. No se han encontrado macrofósiles.



Figura 154. Sección de Renales. Aspecto general de la Fm. Cuevas Labradas.

Los tramos E-H (59,10 m, niveles 9-14) se componen mayoritariamente de dolomías de aspecto masivo dispuestas en capas de potencia variable. En el tramo G aparecen algunas intercalaciones margosas, ausentes ya en el tramo H, que termina con dos superficies ferruginizadas y perforadas. La situada a techo de esta unidad presenta

ostreidos de diferentes tamaños. La presencia de fósiles es muy escasa a lo largo de estos tramos y prácticamente se restringe a moldes internos de bivalvos indeterminados.

El tramo I (9 m, niveles 15-18) está formado por niveles fundamentalmente margosos, que se van haciendo más margocalizos hacia el techo. Entre los macrofósiles destacan los bivalvos, gasterópodos y belemnites, y son escasos los ammonites. No se han identificado rinconélidos.

El tramo J (2,10 m, niveles 19-22) se compone de una alternancia de margas y calizas margosas con un elevado contenido fosilífero: bivalvos, gasterópodos y crinoideos, aunque los braquiópodos y los ammonites son escasos y no se han registrado rinconélidos.



Figura 155. Sección de Renales. Tramos K-L, tránsito entre las formaciones Cerro del Pez y Barahona.



Figura 156. Sección de Renales. Parte terminal de la Fm Barahona (tramo L).



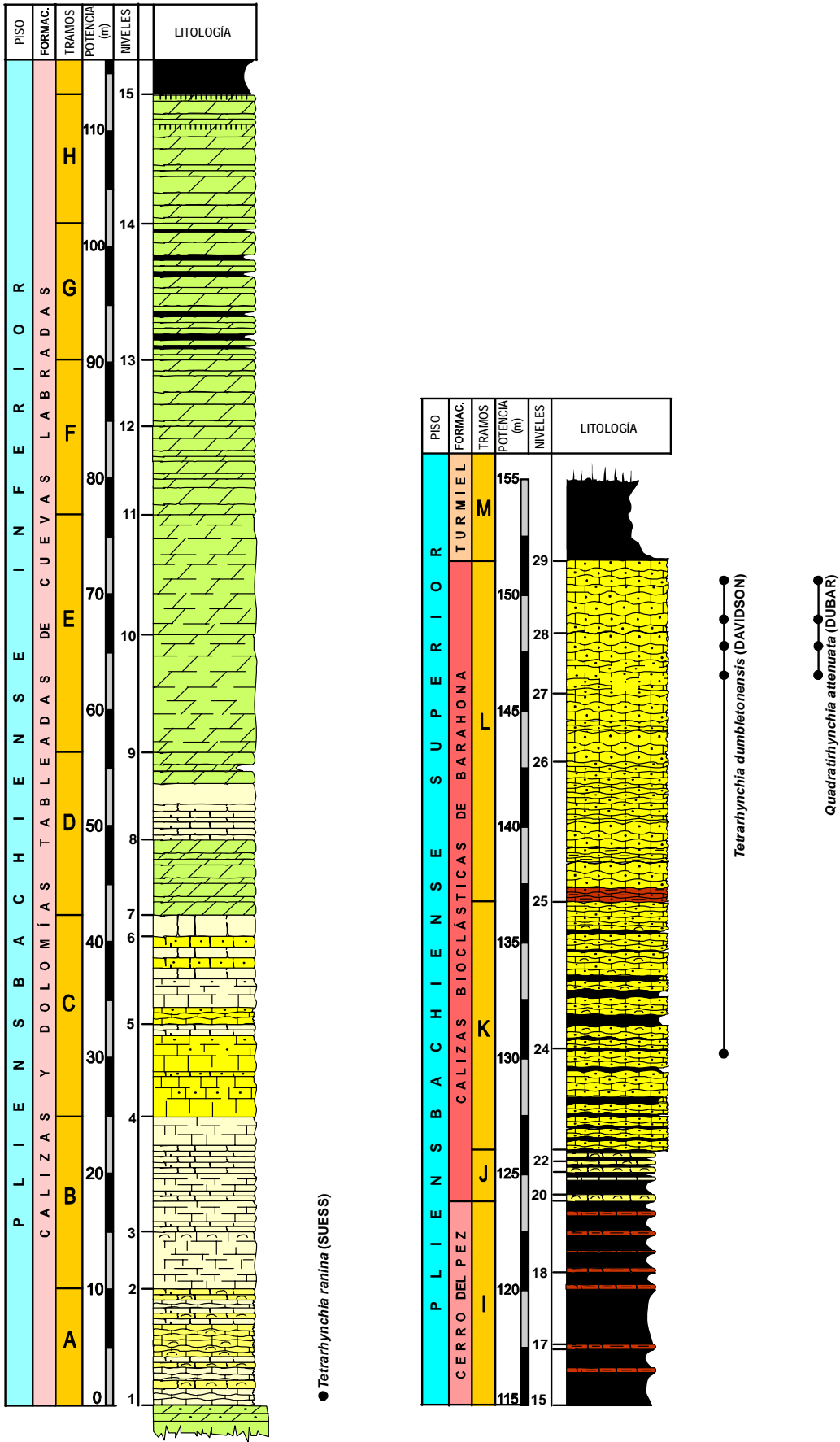


Figura 157. Columna estratigráfica de Renales (RE) mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

El tramo K (10,90 m, niveles 23-24) está constituido por calizas bioclásticas de aspecto noduloso con margas y margocalizas intercaladas en capas finas (figura 155). La bioturbación es intensa en todos los niveles. Se han encontrado bivalvos, gasterópodos, belemnites, crinoideos, braquiópodos y escasos ammonites. En este tramo se han vuelto a encontrar rinconélidos, representados por la primera aparición de *T. dumbletonensis*.

El tramo L (14,40 m, niveles 25-28) está formado por calizas bioclásticas de aspecto noduloso dispuestas en capas de espesor variable (figura 156). Por lo que respecta al contenido fósil, en la parte central del tramo son abundantes los ostreidos (*Gryphaea*). Hacia el techo de la unidad aumenta el número y la diversidad de los macrofósiles, con presencia de bivalvos, belemnites, ammonites y braquiópodos. En relación con los rinconélidos persiste el registro de *T. dumbletonensis* en cuatro niveles situados a techo del tramo en los que esta especie aparece asociada a *Q. attenuata*.

#### Sección de Turmiel (TU) (Figuras 158-161)

La sección de Turmiel se encuentra en la provincia de Guadalajara, muy próxima a Anchuela del Campo. Corresponde a la hoja nº 463 (Milmarcos) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (ADELL *et al.*, 1978). Las coordenadas de la base del corte son 41° 0' 40" N y 2° 2' 45" O.

La gran abundancia de fósiles en los materiales del Jurásico Inferior de esta zona hace que se conozcan citas de braquiópodos desde el siglo XVIII (TORRUBIA, 1754; DE VERNEUIL & COLLOMB, 1852; CASTEL, 1881; MALLADA, 1885, 1892).

En el siglo XX se realizaron más trabajos de detalle centrados en esta localidad. TRICALINOS (1928) es el primer autor que publica un estudio estratigráfico del Jurásico Inferior y Medio de Turmiel, realizando dos perfiles detallados, citando fósiles del Pliensbachense, Toarciense y Aalenense y utilizando como referencia la bioestratigrafía propuesta por DEREIMS (1898) para el Bajo Aragón; GOY (1971) sitúa en este corte el límite entre el Pliensbachense y el Toarciense; GOY & ROBLES (1975) citan y figuran braquiópodos procedentes de esta localidad; YÉBENES *et al.* (1978) estudian el Pliensbachense Superior de Turmiel; COMAS-RENGIFO (1982) describe también el Pliensbachense Superior de esta localidad a partir de dos cortes parciales realizados en su Tesis Doctoral. En otros trabajos más recientes (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2007; COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008) se hace también referencia a la sección de Turmiel por ser la localidad tipo de la Fm Cerro del Pez, representando las asociaciones de ammonites y braquiópodos.

La sección del Pliensbachense Superior de Turmiel fue dividida en cinco tramos litológicos (A-E) por COMAS-RENGIFO (1982). La unidad A corresponde íntegramente a la Fm Cerro del Pez, mientras que los tramos B-E corresponden a la Fm Barahona (figura 158).



Figura 158. Sección de Turmiel. Izquierda: vista general del corte. Derecha: aspecto de las formaciones Barahona y Cerro del Pez en la localidad tipo.

La descripción de los tramos es la siguiente:

El tramo A (9,40 m, niveles 1-16) está constituido fundamentalmente por margas con finas intercalaciones de margocalizas que van haciéndose más frecuentes hacia la parte superior de la unidad. A techo del tramo basal se sitúa una discontinuidad marcada por un *hardground* con ostreidos y perforaciones (figura 159). Los macrofósiles son abundantes y diversos y están representados sobre todo por bivalvos, braquiópodos y, en menor proporción, aparecen gasterópodos, belemnites y ammonites. En relación con los rinconélidos, en el nivel 1 de este tramo se ha encontrado el único registro de la especie *T. tetrahedra* y el primero de *G. amalthei*.



Figura 159. Sección de Turmiel. Izquierda: *hardground* de la base de la Fm Cerro del Pez. Derecha: detalle de los ostreidos conservados.

El tramo B (1,55 m, niveles 17-18) está formado por una alternancia de calizas bioclásticas y margas, con predominio de los niveles calizos (figura 160). En esta unidad los macrofósiles son escasos y no se han encontrado rinconélidos.

El tramo C (4,15 m, niveles 19-26) se compone principalmente de calizas bioclásticas con intercalaciones muy delgadas de margas, que se hacen más frecuentes hacia el techo del tramo (figura 160). El contenido fósil es muy abundante y diverso: bivalvos, belemnites, braquiópodos y ammonites. Con relación a los rinconélidos, hacia el muro del tramo se han registrado *G. amalthei*, *T. dumbletonensis*, *T. aff. subconcinna*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata*.

El tramo D (8,20 m, niveles 27-38) está constituido por calizas bioclásticas con intercalaciones de calizas margosas que se presentan en capas de espesor variable, dominando las finas y medias en los primeros metros y las medias y gruesas, de aspecto masivo, en los niveles superiores (figura 160). El contenido paleontológico es más escaso que en el tramo anterior. Entre los rinconélidos, sólo hay registro de *Q. quadrata* hacia la mitad del tramo y de *Q. attenuata* en el techo.

El último tramo del Pliensbachense Superior es el E (0,80 m, niveles 39-41), caracterizado por la presencia de calizas bioclásticas de aspecto noduloso. Se han encontrado bivalvos, gasterópodos y braquiópodos, registrándose la última aparición de *T. aff. subconcinna* y *Q. attenuata*. Esta última especie aparece de forma muy abundante, con 37 ejemplares clasificados en el nivel 40.

Por encima de la Fm Barahona se sitúa un tramo parcialmente cubierto constituido por margas y margocalizas con intercalaciones finas de calizas fosilíferas hacia el techo que corresponde a la Fm Turmiel (figura 161).



Figura 160. Sección de Turmiel. Izquierda: contacto entre las formaciones Cerro del Pez y Barahona (tramos A-B). Derecha: tramo C (parcialmente cubierto) y D correspondientes a la Fm Barahona.

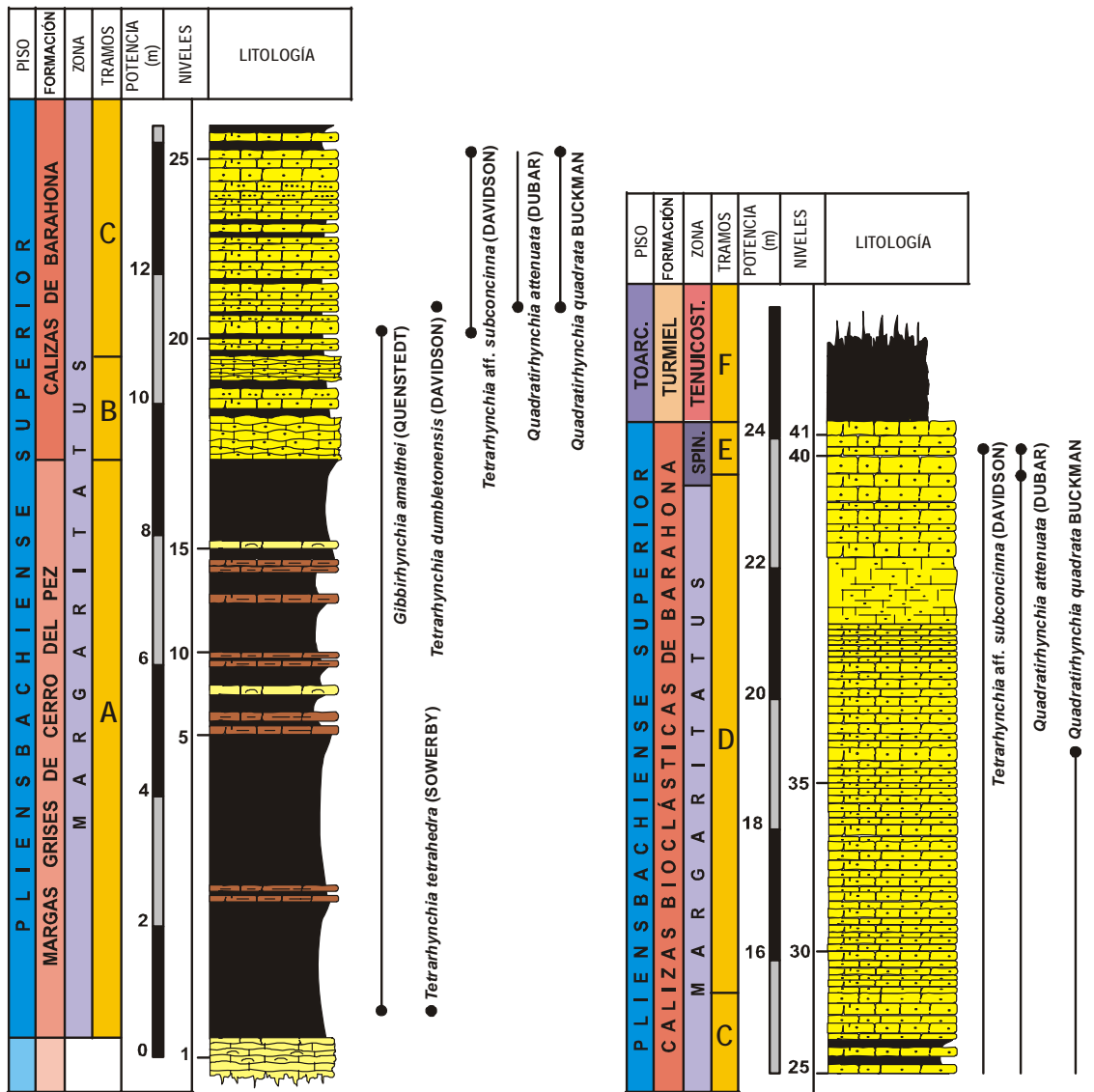


Figura 161. Columna estratigráfica de Turmiel mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO *et al.* (2008).

## RAMA ARAGONESA

### Sección de Almonacid de la Cuba 1 (1CU) (Figuras 162-165)

Esta sección se sitúa en la Rama Aragonesa o Nororiental de la Cordillera Ibérica. Se localiza en la provincia de Zaragoza, al suroeste de Belchite. Se incluye en la hoja nº 440 (Belchite) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (LENDÍNEZ & RUIZ, 1989). Las coordenadas de la base del corte son 41º 17' 40" N y 2º 53' 40" E.

La primera referencia al afloramiento se encuentra en SEQUEIROS *et al.* (1978), quienes estudian el Jurásico Inferior y Medio en esta localidad. Para el Jurásico Inferior distinguen nueve tramos litológicos entre el Sinemuriense y el Aalenense y realizan una serie de precisiones bioestratigráficas sobre las asociaciones de ammonites citando, además, la presencia de braquiópodos, bivalvos y crinoideos. Paralelamente, CÓLERA *et al.* (1978) realizaron un estudio paleontológico sobre algunas especies del género *Metaderoceras*. El siguiente estudio corresponde a COMAS-RENGIFO (1982), quien describe en esta localidad dos secciones estratigráficas citando las asociaciones de ammonites y braquiópodos: una que incluye los materiales atribuidos al Pliensbachense Inferior y Superior (*p.p.*, sección 1CU) y otra que comprende la parte superior del Pliensbachense Superior y la parte inferior del Toarciense basal (sección 2CU). Asimismo, en el mapa geológico de Belchite (LENDÍNEZ & RUIZ, 1989) se realizan algunas precisiones respecto a las secuencias y sedimentología de las unidades del Jurásico presentes en el área. Por último, en el trabajo de COMAS-RENGIFO *et al.* (1999) se detallan las características locales de las unidades litoestratigráficas del Jurásico Inferior en las proximidades de Almonacid de la Cuba, así como las de la “Unidad de Almonacid de la Cuba”, situada entre las formaciones Cuevas Labradas y Cerro del Pez y que sólo está bien desarrollada en este sector. Se incluyen además, los resultados de los estudios bioestratigráficos realizados con ammonites, braquiópodos, foraminíferos y nannoplancton calcáreo.

La columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 1 está dividida en quince tramos litológicos (A-O): los tramos A-D, ambos inclusive, comprenden una sucesión de materiales pertenecientes a la Fm Cuevas Labradas, mientras que los tramos E-J corresponden a la Fm Calizas y Margas de Almonacid de la Cuba (GÓMEZ *et al.*, 2003). El tramo K corresponde a materiales de la Fm Cerro del Pez y los niveles de las unidades L-O se integran en la Fm Barahona. A continuación se describen brevemente estos tramos.

El tramo A (31,40 m, niveles 1-68) está constituido por un predominio de calizas litográficas, seguidas de calizas fosilíferas y, en menor proporción, calizas bioclásticas (figura 162). En conjunto ofrece muy poco resalte topográfico y termina con una costra ferruginosa. Dominan los bivalvos, gasterópodos y braquiópodos, siendo muy escasos los ammonites. Entre los rinconélidos, destacan *T. ranina*, *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*. Es reseñable la abundancia de ejemplares en este tramo. En el nivel 49 se han recogido 45 individuos de *T. ranina*; en el nivel 63, 28 de *T. dunrobinensis* y 39 de *G. curviceps*.

El tramo B (12,55 m, niveles 69-88) está formado por calizas litográficas, con pequeñas intercalaciones de calizas fosilíferas (figura 163). En la mitad inferior dominan los gasterópodos y los bivalvos, mientras que en la mitad superior los



macrofósiles más abundantes son los braquiópodos. El tramo termina con una superficie ferruginizada. Los rinconélidos están representados por *T. ranina*, *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*. Estas dos últimas especies vuelven a ser abundantes en este tramo, destacando el nivel 76 con 19 ejemplares de *T. dunrobinensis* y 39 de *G. curviceps* y el nivel 88, con 38 ejemplares de *T. dunrobinensis* y 14 de *G. curviceps*.

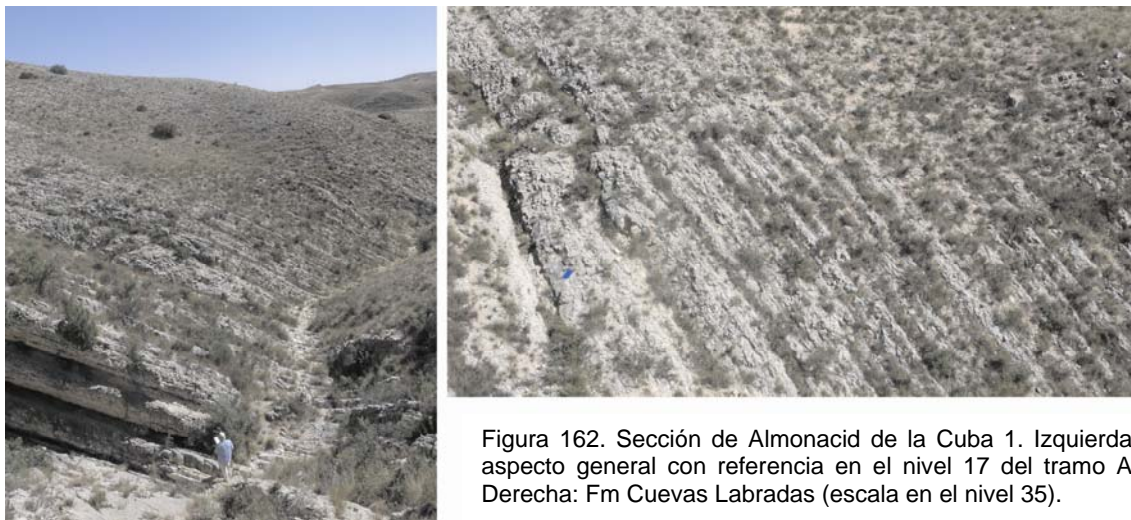


Figura 162. Sección de Almonacid de la Cuba 1. Izquierda: aspecto general con referencia en el nivel 17 del tramo A. Derecha: Fm Cuevas Labradas (escala en el nivel 35).

El tramo C (14,80 m, niveles 89-111) está constituido por calizas litográficas y fosilíferas con una estratificación no muy bien definida e intercaladas con niveles finos de margas (figura 163). En el techo del tramo se encuentra una costra ferruginosa. Dominan los braquiópodos, gasterópodos y bivalvos y los ammonites son muy escasos. Los rinconélidos encontrados en este tramo son nuevamente *T. ranina*, *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*. Con relación a su abundancia, destacan los niveles 99, 100, 105 y, sobre todo, el 108, con 40, 43, 20 y 109 ejemplares de *T. dunrobinensis*, y 29, 26, 40 y 71 ejemplares de *G. curviceps*, respectivamente.

El tramo D (6,70 m, niveles 112-151) está formado por una alternancia de calizas litográficas y fosilíferas intercaladas con finos niveles de margas y margocalizas lajosas (figura 163). La bioturbación en este tramo es muy intensa. Hacia el techo aparecen varios niveles muy bioturbados y ligeramente ferruginizados. En general, el contenido fosilífero es menos abundante que el del tramo anterior, aunque se han encontrado bivalvos, braquiópodos y gasterópodos. Entre los rinconélidos, persiste el registro de *T. ranina*, *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*, aunque el número de ejemplares encontrados es sensiblemente menor que en los dos tramos anteriores.

El tramo E (16,40 m, niveles 152-174) está constituido por una alternancia de calizas margosas y calizas fosilíferas con niveles de margas y/o margocalizas, que van disminuyendo de espesor hacia el techo (figura 163). En relación con el contenido fósil, se encuentran bivalvos, braquiópodos y gasterópodos. Los rinconélidos son poco

abundantes, registrándose las mismas tres especies que en los tramos situados por debajo.

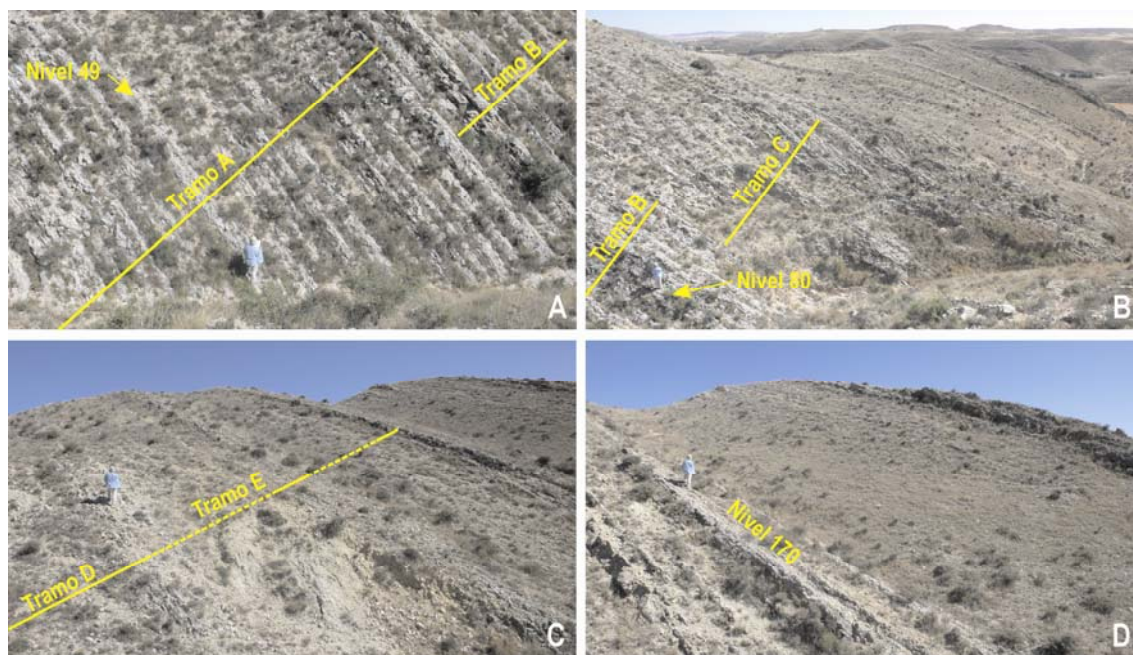


Figura 163. Sección de Almonacid de la Cuba 1. A, B y C) Aspecto de la Zona Jamesoni, constituida por los tramos A, B, C, D y primeros niveles del E; D) Aspecto de la Zona Ibex (continuación del tramo E).

El tramo F (2,30 m, niveles 175-179) se caracteriza por la presencia de niveles de calizas fosilíferas nodulosas con escasas intercalaciones de margocalizas. Entre los macrofósiles se han encontrado bivalvos, ammonites y algunos braquiópodos, pero no se han recogido rinconélidos.

El tramo G (2,45 m, nivel 180) está formado mayoritariamente por margas con intercalaciones muy finas de calizas margosas fosilíferas. Son abundantes los bivalvos, frecuentes los gasterópodos y escasos los ammonites. No se han encontrado braquiópodos en este nivel.

El tramo H (3,10 m, niveles 181-194) representa un nuevo predominio de los materiales calizos. Se compone de calizas litográficas dispuestas en capas medias que presentan una ligera bioturbación. Los fósiles predominantes son bivalvos y gasterópodos y no aparecen braquiópodos.

El tramo I (8 m, niveles 195-212) está constituido por una alternancia de calizas margosas fosilíferas y margas y/o margocalizas, con predominio de los términos margosos sobre los calizos. Hacia el techo del tramo aparece una costra ferruginosa. Son frecuentes los bivalvos y escasos los ammonites y los braquiópodos. No se han encontrado rinconélidos.



El tramo J (6,70 m, niveles 213-230) está formado por calizas fosilíferas con intercalaciones de margas y margocalizas nodulosas que se van haciendo más potentes hacia la mitad del tramo. Los macrofósiles son relativamente abundantes y están representados por bivalvos, ammonites y braquiópodos, si bien no se han encontrado rinconélidos.

El tramo K (11,35 m, niveles 231-239) es predominantemente margoso y está constituido por niveles de margas con intercalaciones de calizas y margocalizas lajosas. El contenido fósil es abundante, con presencia de bivalvos, braquiópodos y ammonites. Entre los rinconélidos se han encontrado escasos ejemplares de *T. tetrahedra* y *G. muirwoodae*.

El tramo L (4,50 m, niveles 240-252) está formado por una alternancia irregular de calizas margosas y margas y/o margocalizas lajosas o nodulosas. Los macrofósiles son menos abundantes que en el tramo anterior, dominando los bivalvos sobre otros grupos de invertebrados. No se han encontrado rinconélidos.

El tramo M (6,30 m, niveles 253-266) se caracteriza por una alternancia de calizas margosas fosilíferas y margocalizas nodulosas dominantes en el tramo. Los fósiles más abundantes corresponden al grupo de los bivalvos, apareciendo los braquiópodos en menor proporción. No se han encontrado rinconélidos.

El tramo N (10,95 m, niveles 267-288) está constituido por niveles de calizas bioclásticas de aspecto noduloso con intercalaciones de margocalizas nodulosas y margas lajosas. Las superficies de estratificación suelen ser onduladas, especialmente en la parte inferior del tramo. El contenido fósil está representado por bivalvos, belemnites, braquiópodos y escasos ammonites. No se han encontrado rinconélidos.

El tramo O (4,25 m, niveles 289-292), último de la sección de Almonacid de la Cuba 1, se caracteriza por la presencia de calizas bioclásticas algo margosas con superficies onduladas. En el techo del tramo se localiza un nivel calizo grueso con una costra ferruginosa muy marcada. Aparecen bivalvos, belemnites y braquiópodos. Los rinconélidos están escasamente representados. Se han registrado 6 ejemplares de *G. cantabrica* en el nivel 291.

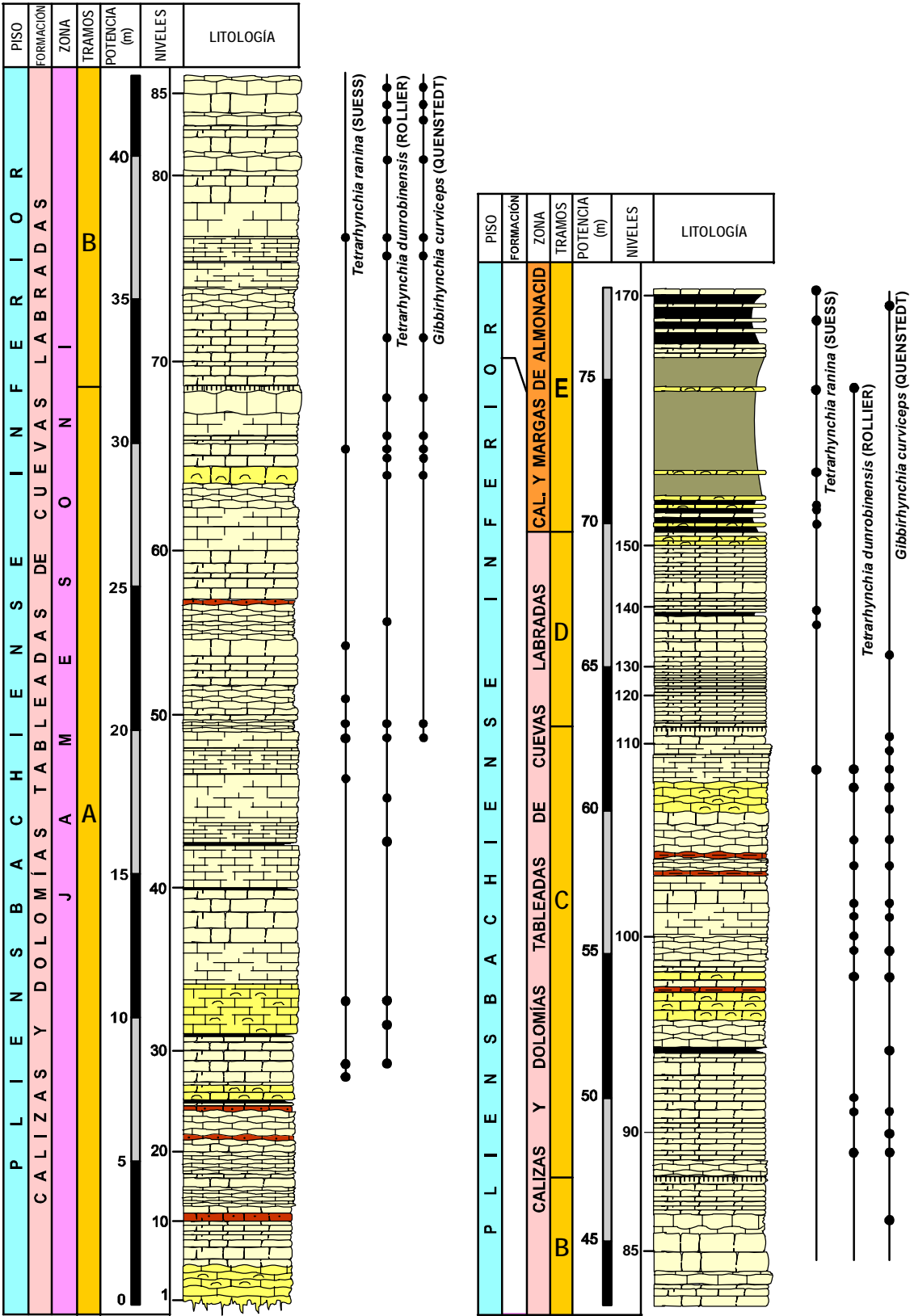


Figura 164. Columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 1 mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO *et al.* (1999).

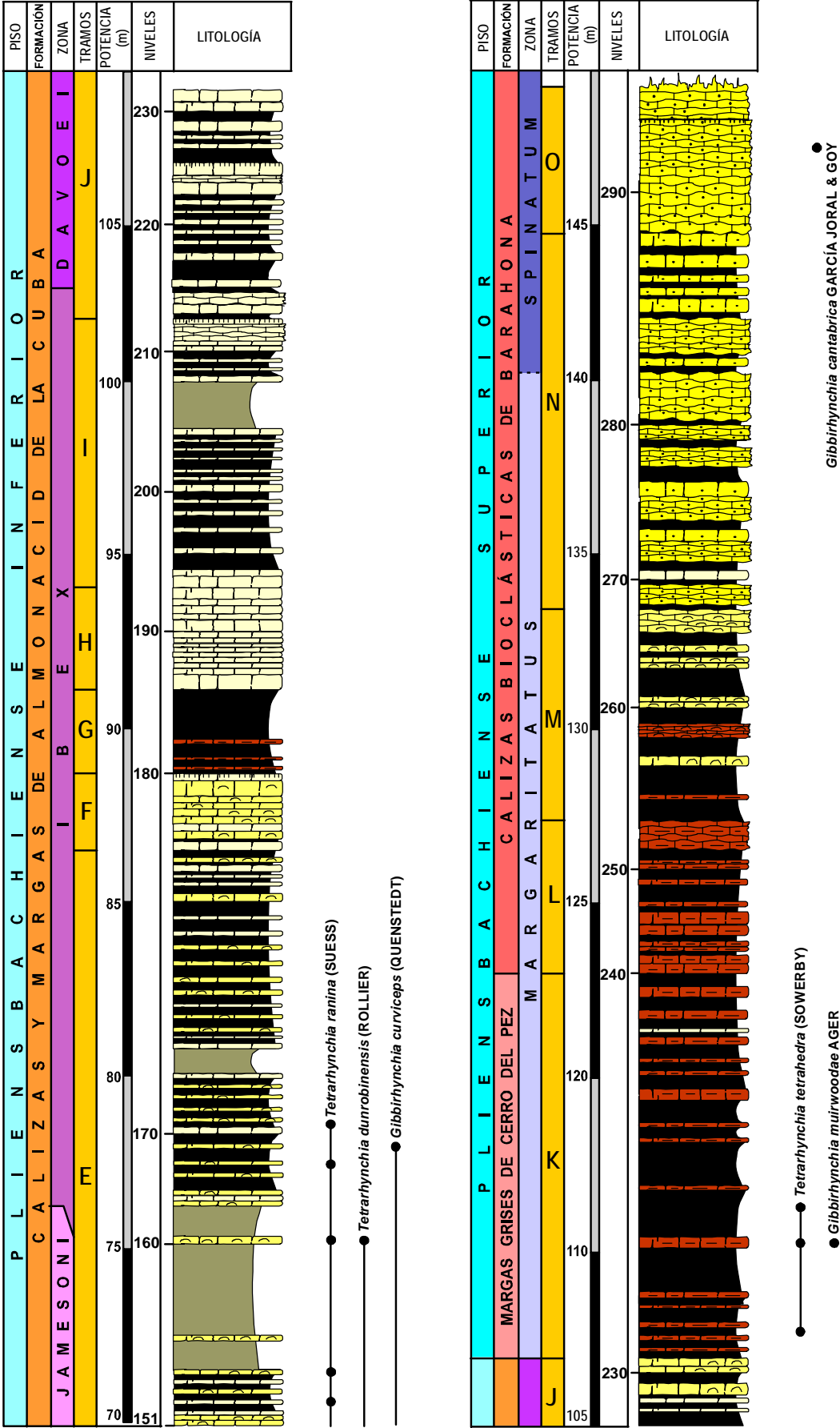


Figura 165. Continuación de la columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 1.

Sección de Almonacid de la Cuba 2 (2CU) (Figuras 166 y 167)

Esta sección fue estudiada por primera vez por COMAS-RENGIFO (1982), quien completó la sucesión de materiales del Pliensbachiense Superior terminal, mal representada en el corte de Almonacid de la Cuba 1, con este otro perfil situado a 2,5 km al noroeste de la sección anterior. Se incluye en la hoja nº 440 (Belchite) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (LENDÍNEZ & RUIZ, 1989). Las coordenadas de la base del corte son 41° 18' 38" N y 2° 52' 35" E. En Almonacid de la Cuba 2 afloran los materiales de la Zona Spinatum del Pliensbachiense Superior y los niveles inferiores del Toarciense basal (figura 166).



Figura 166. Sección de Almonacid de la Cuba 2. Aspecto general del corte. Los niveles calizos de la Fm Barahona se correlacionan con el techo de la sección de Almonacid de la Cuba 1. Los rinconélidos estudiados en esta sección proceden de la Fm Turmiel (niveles 1-35).

GOY *et al.* (1997) estudian el tránsito Pliensbachiense-Toarciense en varias secciones del Sector Central de la Rama Aragonesa. Entre ellas se encuentra Almonacid de la Cuba 2, que ha proporcionado información acerca de los rinconélidos presentes en la parte final del Pliensbachiense Superior y el Toarciense Inferior (tránsito entre las zonas Spinatum y Tenuicostatum, respectivamente). En 1999, COMAS-RENGIFO *et al.* realizan un estudio multidisciplinar sobre la litoestratigrafía y organización secuencial de los materiales, detallándose los estudios bioestratigráficos basados en las asociaciones de ammonites, braquiópodos, foraminíferos y nannoplancton calcáreo. En uno de los últimos trabajos publicados sobre Almonacid de la Cuba 2 (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2010) se propone esta sección como ASSP (*Auxiliary Stratotype Section and Point*) de la base del Toarciense por el excelente control bioestratigráfico

que proporcionan las asociaciones de ammonoideos registradas, que permiten una correlación muy buena entre las bioprovincias del noroeste de Europa y Mediterránea. El estudio bioestratigráfico se completa con datos magnetoestratigráficos, así como con una litoestratigrafía, sedimentología y estratigrafía secuencial e isotópica de gran detalle.

Los materiales de la parte final del Pliensbachense Superior (Zona Spinatum, Subzona Hawskerense) corresponden a los niveles 1-35 y están constituidos por una alternancia de margas y calizas en la que los términos margosos aumentan su espesor hacia el techo de la unidad (figura 167). El límite con el Toarciense se sitúa en el nivel 2CU-35.2. El contenido fósil es muy abundante, siendo frecuentes los belemnites, bivalvos, gasterópodos y braquiópodos, y en menor proporción los ammonites. Por lo que respecta a los rinconélidos, se han registrado las especies *T. tetrahedra*, *G. cantabrica*, *Q. quadrata* y *Q. attenuata*.

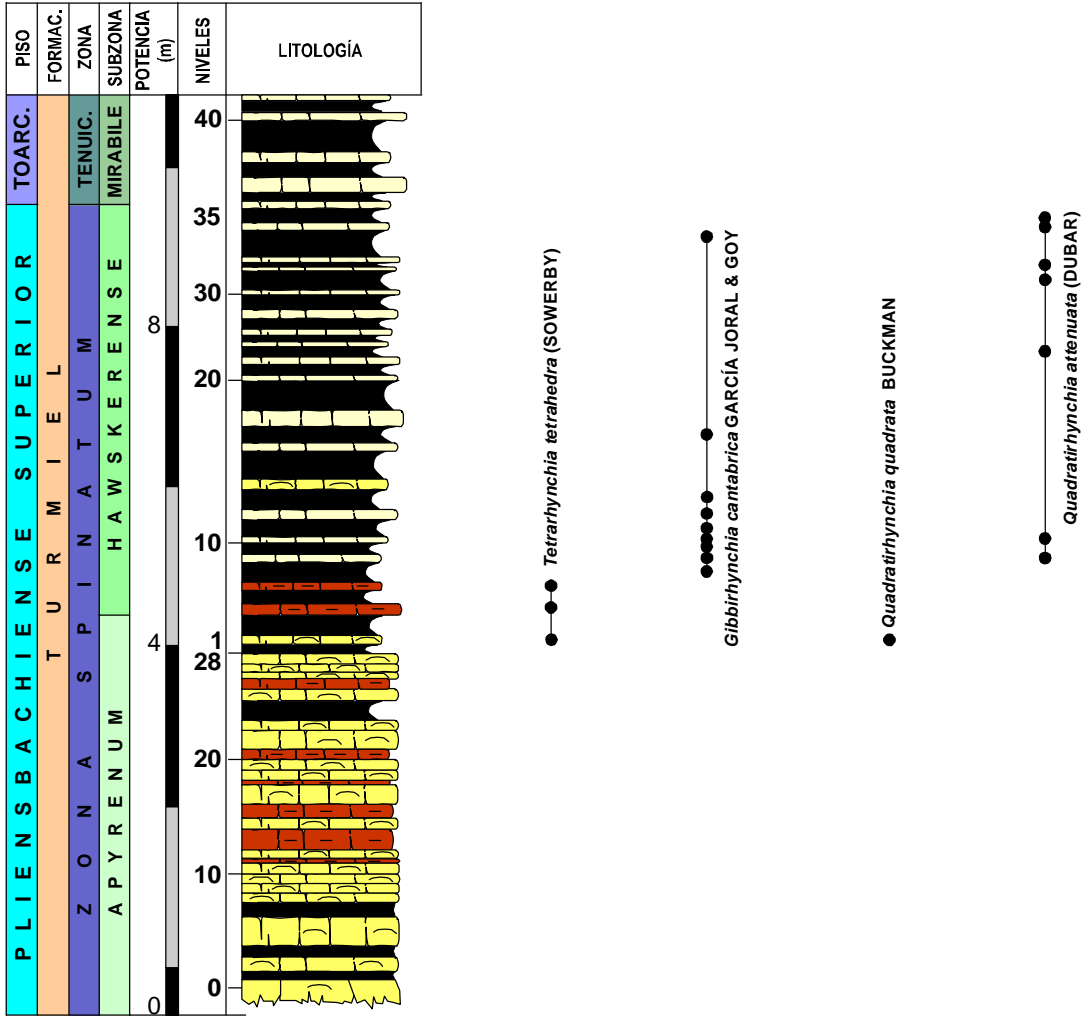


Figura 167. Columna estratigráfica de Almonacid de la Cuba 2 mostrando la distribución de los rinconélidos estudiados en este trabajo. Modificada de COMAS-RENGIFO *et al.* (2010).

Sección de Sierra Palomera (SP) (Figuras 168-171)

Se sitúa en la Sierra Palomera (Teruel), más concretamente en la llamada Rambla del Salto, siguiendo el sendero que va desde Torrelacárcel hasta la Ermita de la Virgen del Castillo. Corresponde a la hoja nº 541 (Santa Eulalia) del Mapa Topográfico Nacional y de la serie MAGNA a escala 1:50.000 (RAMÍREZ *et al.*, 1983). Las coordenadas de la base del corte son 40° 37' 20" N y 2° 27' 40" E.

La primera referencia a esta sección se encuentra en DEREIMS (1898), quien en su trabajo sobre la geología del sur de Aragón agrupa el Jurásico Inferior en diecisiete tramos litológicos que van desde el Sinemuriense hasta el Toarciense. Cita la presencia de "*Rh. tetrahedra*" en los tramos 5 y 9, que corresponderían al Pliensbachense.

Tres años después, MALLADA (1902), a partir de las observaciones de DEREIMS y respetando los tramos por él definidos, estudia también esta sección.

A partir de la década de los 70 comienzan a realizarse estudios sistemáticos de detalle sobre la sedimentología y bioestratigrafía del Jurásico Inferior en esta área (ARCHE *et al.*, 1977; COMAS-RENGIFO & GOY, 1978; COMAS-RENGIFO, 1982; RODRÍGUEZ-SOTO, 1986; SOLER, 1986; SOLER & COMAS-RENGIFO, 1987; FERNÁNDEZ-ARIAS, 1989; ARIAS, 1991; HERRERO, 1991; ARIAS *et al.*, 1992; HERRERO, 1992; ARIAS, 1995). Asimismo, se han realizado trabajos geológicos de otra índole, como los de RAMÍREZ *et al.* (1983) que realizan la cartografía de las formaciones jurásicas presentes en el sector y GALBRUN *et al.* (1988) que efectúan el primer estudio magnetoestratigráfico en esta región.

ARCHE *et al.* (1977) publican el primer estudio sobre la evolución vertical de los sedimentos del "Lías medio y superior", reconociendo las unidades litoestratigráficas formales ya definidas en otros sectores de la Cordillera Ibérica. Dividen la sucesión estratigráfica en catorce tramos (A-N), de manera que los siete primeros (A-G) pertenecen en su mayor parte al Pliensbachense, atribuyendo a los tramos A-C una edad comprendida entre el Sinemuriense Superior y el Pliensbachense Inferior, que corresponde a la Fm Cuevas Labradas. Por su parte, al tramo D le asignan una edad pliensbachense (Fm Cerro del Pez), mientras el límite Pliensbachense Superior-Toarciense lo sitúan en la Fm Barahona (tramos E-G).

COMAS-RENGIFO y GOY (1978) mantienen los tramos propuestos en el trabajo anterior y realizan un estudio bioestratigráfico a partir del registro de ammonites y braquiópodos. Entre los rinconélidos, citan para el Pliensbachense Inferior la presencia de *T. dunrobinensis*, *G. curviceps*, *Piarorhynchia* aff. *juvenis* (QUENSTEDT),

*P. radstockiensis* (DAVIDSON) y "*Rhynchonella*" sp. En el Pliensbachense Superior encuentran *G. muirwoodae*, *G. amalthei*, *G. thorncombiensis*, *T. tetrahedra*, *T. subconcinna* y "*Rh.*" *dumbletonensis*.

Esta sección vuelve a ser estudiada en la Tesis Doctoral de COMAS-RENGIFO (1982). Aunque no propone una biozonación debido a la escasez de fósiles de ammonoideos, completa la sucesión con la identificación de nuevas especies y precisa la posición estratigráfica de las ya reconocidas. En relación a los rinconélidos, cita la presencia de *Cuneirhynchia* cf. *oxynoti* (ROLLIER), *Piarorhynchia* aff. *juvenis*, *P. radstockiensis*, *G. curviceps*, *T. dunrobinensis* y "*Rhynchonella*" sp. para el Pliensbachense.

En el trabajo de COMAS-RENGIFO *et al.* (1985) se precisan las zonas y subzonas de ammonites y también la sucesión de braquiópodos, ya propuestos para la Cordillera Ibérica por GOY *et al.* (1984). Desde un punto de vista sedimentológico se distinguen dos secuencias sedimentarias: la primera, correspondiente al Pliensbachense Inferior, incluye sedimentos de la zona interna de una plataforma epicontinental; la segunda, de edad Pliensbachense Superior, se produce por la inundación brusca de la rampa anterior, realizándose el depósito de los materiales en condiciones más profundas.

La subdivisión en tramos de los materiales de este corte se recoge a continuación.

El tramo A (17 m, niveles 1-42) se caracteriza por la presencia de calizas fosilíferas y calizas bioclásticas con escasas intercalaciones de margas grises (figura 168). El contenido fósil está constituido por bivalvos, gasterópodos, crinoideos y braquiópodos abundantes. Entre los rinconélidos se han reconocido los primeros ejemplares de *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*.

El tramo B (1,5 m, niveles 43-49) presenta muy poco espesor y está formado por calizas fosilíferas con intercalaciones muy finas de margas lajosas. En algunos niveles se observa la presencia de superficies ligeramente ferruginizadas hacia la parte superior. Los restos fósiles son muy escasos en este tramo, no habiéndose encontrado rinconélidos.

El tramo C (9 m, niveles 50-61) está formado por calizas fosilíferas y calizas litográficas ligeramente dolomitizadas que terminan con una superficie bioturbada (figura 169A). Los fósiles son poco frecuentes, habiéndose encontrado *Gryphaea*, crinoideos y moldes internos de bivalvos. No se han recogido rinconélidos.

El tramo D (10,50 m, niveles 62-97) está constituido por margas y margocalizas con intercalaciones de calizas fosilíferas (figura 169B). En general, los niveles margosos suelen ser más potentes que los calizos. Se observa una abundante bioturbación, con



icnofósiles como *Zoophycos*. Entre los restos fósiles dominan los bivalvos, gasterópodos y son muy escasos los ammonites. Los rinconélidos son frecuentes en comparación con los tramos anteriores y están representados por *G. amalthei* y *T. tetrahedra*.

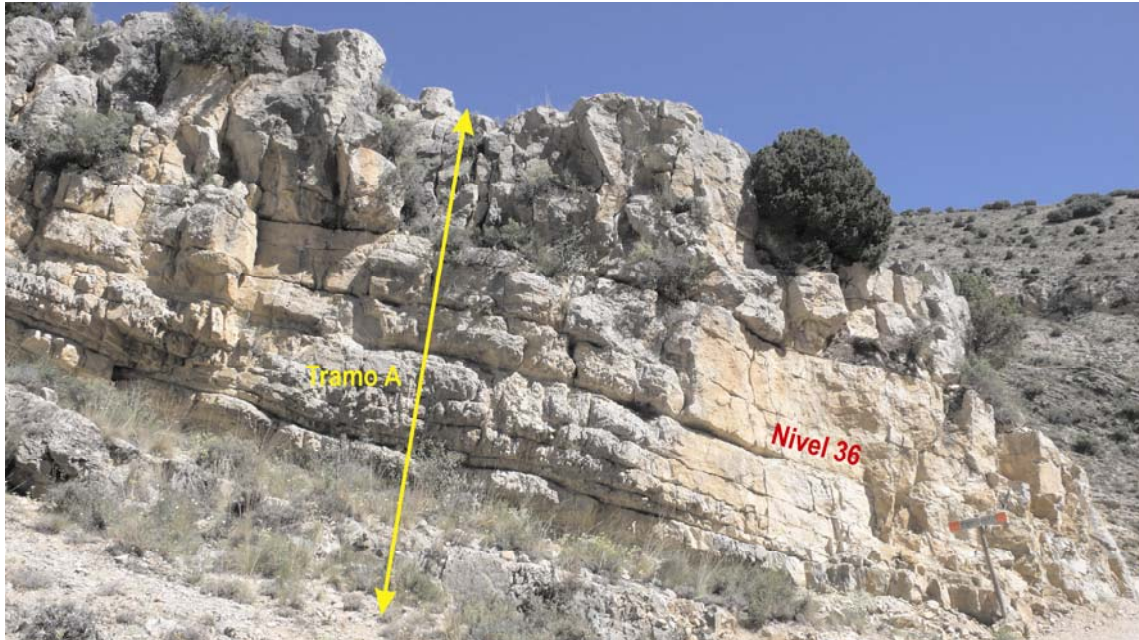


Figura 168. Sección de Sierra Palomera. Aspecto de la Fm Cuevas Labradas.

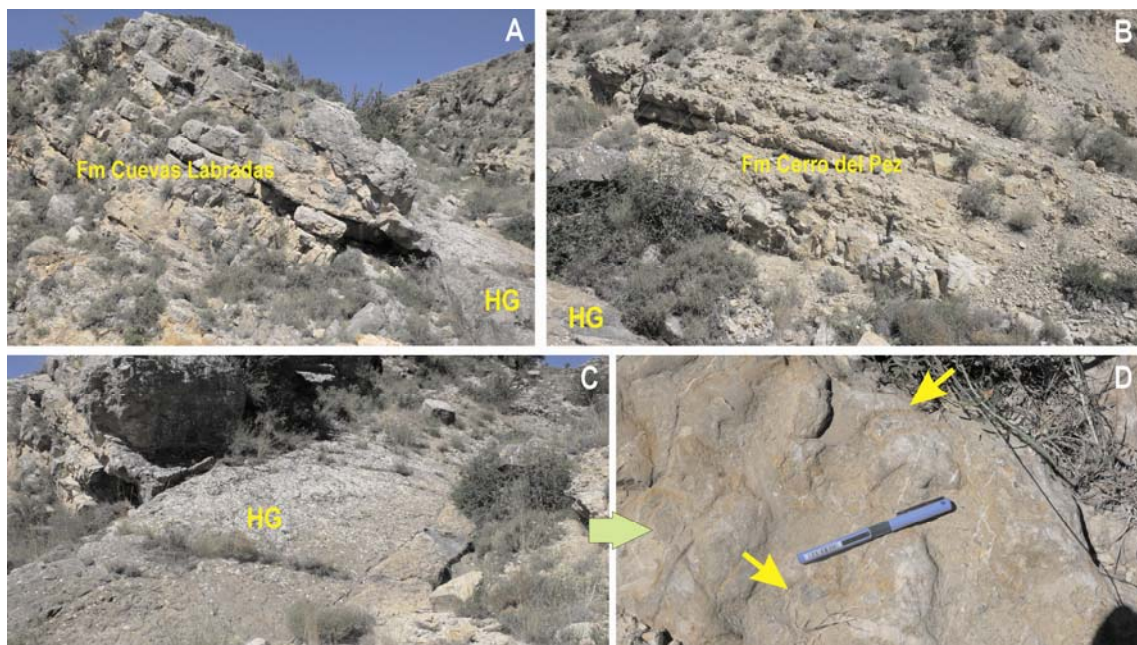


Figura 169. Sección de Sierra Palomera. A) y B) Formaciones Cuevas Labradas (tramos A-C) y Cerro del Pez (tramo D) separadas por un *hardground* (HG); C) aspecto del *hardground*; D) detalle de los ostreidos y prectínidos observados en el HG.



El tramo E (11,50 m, niveles 98-146) se caracteriza por la presencia de calizas bioclásticas nodulosas y calizas fosilíferas, que se intercalan con margas y margocalizas lajosas (figura 170). Se observan abundantes bioturbaciones (*Zoophycos* y *Thalassinoides*). El contenido fósil está compuesto por bivalvos, belemnites, crinoideos y rinconélidos, representados por *Q. quadrata* y *T. subconcinna*. Esta última especie es extremadamente abundante en el nivel 131, donde se han registrado 88 ejemplares.

El tramo F (3,50 m, niveles 147-152) está constituido por calizas bioclásticas ligeramente nodulosas en las que aparecen nódulos de sílex. El contenido fósil está compuesto por bivalvos y no se han encontrado rinconélidos.

El tramo G (12,50 m, niveles 153-189) está formado por calizas bioclásticas nodulosas con intercalaciones de margas y/o margocalizas que se van haciendo más potentes hacia la parte media del tramo. Termina con dos superficies intensamente bioturbadas. Los fósiles son muy abundantes, con bivalvos, crinoideos, belemnites, escasos ammonites y braquiópodos de las especies *Q. attenuata*, *T. subconcinna* y *T. dumbletonensis*.

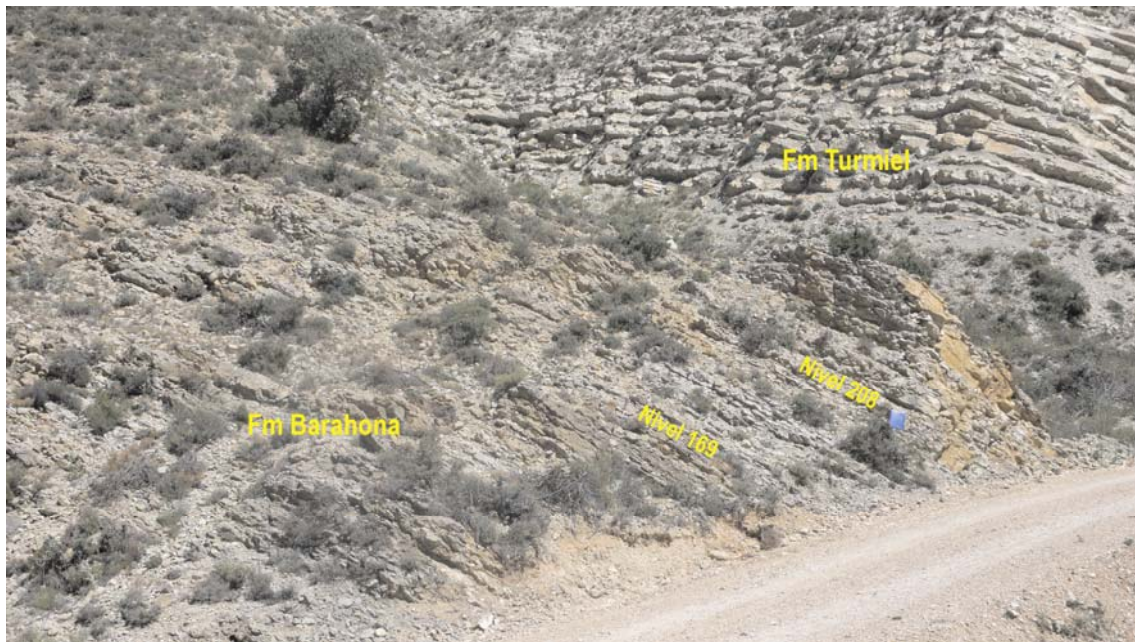


Figura 170. Sección de Sierra Palomera. Aspecto de las formaciones Barahona (tramos E, F y G) y Turmiel (tramo H).

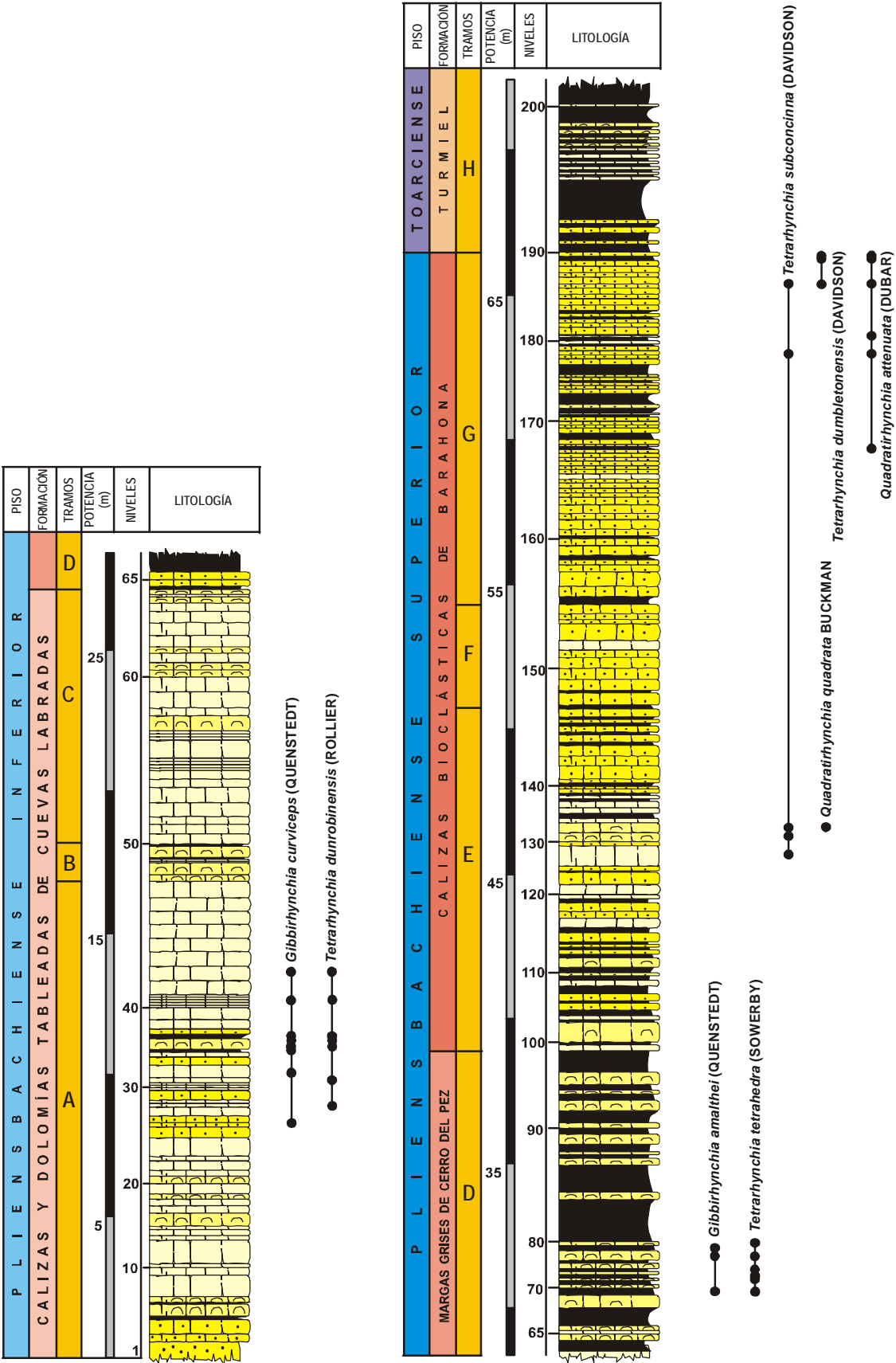


Figura 171. Columna estratigráfica de Sierra Palomera mostrando la distribución de los braquiópodos estudiados. Modificada de COMAS-RENGIFO (1982).

## 7.3 SÍNTESIS BIOESTRATIGRÁFICA

### 7.3.1 Escala zonal de referencia

Los rinconélidos estudiados en este trabajo proceden de materiales asignables al piso Pliensbachense. La definición del término *Pliensbachense* o *Pliensbachgruppe* se debe a OPPEL (1856) y su etimología se relaciona con los afloramientos de los alrededores de Pliensbach situados en el suroeste de Alemania. OPPEL (1856) subdividió el Pliensbachense en cinco zonas: Jamesoni, Ibex, Davoei, Margaritatus y Spinatum. Los primeros estudios bioestratigráficos de detalle del estratotipo y más concretamente del Pliensbachense Inferior se deben a GEYER (1964) y SCHLATTER (1977). El Pliensbachense Superior de esta localidad fue estudiado por URLICHS (1977).

El término Pliensbachense es equivalente al *Liasien* de d'ORBIGNY. El subpiso inferior equivale al término Carixense definido por LANG (1913) y cuya etimología es Caraxia, topónimo análogo a Charmouth (Gran Bretaña). El subpiso superior es equivalente al término Domeriense, definido en el Monte Domaro (Italia) por BONARELLI (1894). En la actualidad, los términos Carixense y Domeriense están en desuso, habiendo sido sustituidos por Pliensbachense Inferior y Pliensbachense Superior, respectivamente.

Las escalas zonales basadas en la sucesión de asociaciones de ammonites se utilizan normalmente para establecer las subdivisiones cronoestratigráficas del Jurásico en las cuencas de Europa Occidental. En este trabajo se ha empleado la escala cronoestratigráfica estándar para el Pliensbachense de la Provincia Noroeste de Europa (figura 172) propuesta DOMMERGUES *et al.* (1997).

Si bien los ammonites son los fósiles utilizados para establecer biozonaciones durante el Mesozoico, es necesario considerar también que los braquiópodos son uno de los grupos más frecuentes y abundantes entre la macrofauna bentónica que se conserva en los materiales jurásicos. Si a su abundancia se une la elevada diversidad que a menudo manifiestan en las asociaciones registradas, podemos entender la importancia de su utilización en bioestratigrafía. Sin embargo, los datos bioestratigráficos que aportan los braquiópodos deben interpretarse en un ámbito que conjugue su distribución espacial con su distribución temporal. Esto se debe a que este grupo de invertebrados presenta una variabilidad morfológica muy alta que se expresa, no sólo entre poblaciones de la misma especie procedentes de secciones estratigráficas distintas, sino también en el seno de una misma población. Por otro lado, los braquiópodos son organismos filtradores, de tal modo que su distribución geográfica se vincula con las condiciones del medio, que en última instancia están relacionadas con el tipo de facies. Otro inconveniente que plantea la utilización de estos fósiles en bioestratigrafía se deriva de su modo de vida bentónico y, consecuentemente, su en

ocasiones limitada distribución geográfica. No obstante, la deriva planctónica a la que se ven sometidas las larvas de estos organismos, al menos durante un cierto periodo de tiempo, tiene como resultado una mayor capacidad de dispersión gracias al concurso de las corrientes marinas.

PISO	SUBPISO	ZONA	SUBZONA
PLIENSBACHIENSE	PLIENSBACHIENSE SUPERIOR	SPINATUM	HAWSKERENSE
			APYRENUM
		MARGARITATUS	GIBBOSUS
			SUBNODOSUS
			STOKESI
	PLIENSBACHIENSE INFERIOR	DAVOEI	FIGULINUM
			CAPRICORNUS
			MACULATUM
		IBEX	LURIDUM
			VALDANI
			MASSEANUM
		JAMESONI	JAMESONI
			BREVISPIINA
			POLYMORPHUS
			TAYLORI

Figura 172. Escala zonal de referencia. Modificada de DOMMERGUES *et al.* (1997).

Para el intervalo temporal estudiado en esta Tesis Doctoral, son numerosos los trabajos en los que se establecen biozonaciones empleando asociaciones de braquiópodos. Entre ellos, podemos destacar los de REVERT (1971) y REVERT & TCHOUMATCHENCO (1973) para la cuenca de Les Causses (sur de Francia); REVERT & TCHOUMATCHENCO (1973) y TCHOUMATCHENCO (1989, 1990) para Bulgaria; AGER (1977) para Reino Unido; GOY *et al.* (1984) y GARCÍA JORAL *et al.* (1990) para la Cordillera Ibérica; TCHOUMATCHENCO (1984, 1986), ELMÍ *et al.* (1985, 2003) y ALMÉRAS *et al.* (2007) para Argelia; GEORGESCU (1990) para los Montes Apuseni (Rumania); ALMÉRAS *et al.* (1991, 1997) para Francia; ALMÉRAS & FAURÉ (2000) para los Pirineos franco-españoles; ALMÉRAS *et al.* (2010) para el Macizo Armoricano francés; ALMÉRAS (1993) para Marruecos; ANDRADE (2006) para Portugal y BAEZA-CARRATALÁ (2008) para el Subbético oriental.

## 7.3.2 Propuesta de biozonación

La figura 173 recoge la distribución estratigráfica de las especies de rinconélidos reconocidas en el ámbito de la Cordillera Ibérica. El estudio de estas asociaciones es el punto de partida para caracterizar las biozonas, si bien es necesario utilizar como especies índices en la escala bioestratigráfica aquellas que presenten una distribución geográfica amplia y una determinación sistemática clara. De este modo, se propone una biozonación (figura 174) basada en rinconélidos para el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica a partir del rango de las especies identificadas en las secciones locales (figuras 140, 142-144, 148, 150, 153, 157, 161, 164-165, 167 y 171). El comienzo de las biozonas se ha hecho coincidir con la primera aparición de la especie índice.

Con el fin de exponer una visión sintética de las abundancias relativas de cada una de las especies reconocidas en las secciones pertenecientes a los tres sectores de la cuenca se incluye la tabla 74.

	SECTOR SEPTENTRIONAL				RAMA CASTELLANA			RAMA ARAGONESA			
	CA	TV	PR	MA	TU	RE	OL	1CU	2CU	SP	
<i>C. cf. briseis</i>	4										4
<i>F. furcata</i>	4										4
<i>S. cf. squamiplex</i>							5				5
<i>T. dunrobinensis</i>	272	74	162				5	402		33	948
<i>T. ranina</i>	121	19	83			24		128			375
<i>T. tetrahedra</i>			8	15	9	7	1	22	9	38	109
<i>T. dumbletonensis</i>					1	10	3			7	21
<i>T. subconcinna</i>					7		4			92	103
<i>Q. quadrata</i>					14				1	21	36
<i>Q. attenuata</i>					57	16	2		24	68	167
<i>G. curviceps</i>	197	48	323				5	321		34	928
<i>G. amalthei</i>	125		315	40	5					9	494
<i>G. muirwoodae</i>	158		170	35			1	10			374
<i>G. cantabrica</i>								6	41		47
	881	141	1061	90	93	57	26	889	75	302	
	2.173				176			1.266			3.615

Tabla 74. Número total de ejemplares en las secciones estudiadas en el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica.

Figura 173. Distribución estratigráfica de las especies de rinconélidos reconocidas en el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica. 1) *T. dunrobinensis*, ejemplar 1CU-99/50; 2) *T. ranina*, ejemplar RE-1/18; 3) *T. tetrahedra*, ejemplar SP-79/6; 4) *T. dumbletonensis*, ejemplar SP-188/14; 5) *T. subconcinna*, ejemplar SP-131/17; 6) ?*S. cf. squamiplex*, ejemplar OL-20(+0,34)/3; 7) *G. curviceps*, ejemplar 1CU-109/2; 8) *G. amalthei*, ejemplar CA-260/2; 9) *G. muirwoodae*, ejemplar MA-172/1; 10) *G. cantabrica*, ejemplar 2CU-17/1; 11) *Q. quadrata*, ejemplar TU-25/13; 12) *Q. attenuata*, ejemplar TU-40/29; 13) *C. cf. briseis*, ejemplar CA-242/5; 14) *F. furcata*, ejemplar CA-326/4. Abreviaturas utilizadas: Capricor. (Capricornus), Hawsker. (Hawskerense), Massean. (Masseanum), Polymorp. (Polymorphus), Raricos. (Raricostatum), Sinem. (Sinemuriense), Subnodo. (Subnodosus), Tenuic. (Tenuicostatum) y Toarc. (Toarciense). Escala de los ejemplares figurados: x1.



[illegible]

Las biozonas propuestas son las siguientes (figura 174):

### 1) Biozona Dunrobinensis

Especie índice: *Tetrahynchia dunrobinensis* (ROLLIER, 1917).

Especies asociadas: *T. ranina* (SUESS, 1861).

Distribución: Zona Raricostatum - Zona Jamesoni (Subzona Taylori).

Observaciones: La especie índice es muy común en la Cordillera Ibérica. Es especialmente abundante en el Sector Septentrional (Préjano y Castrovido) y en la Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1). En Bulgaria, ha sido empleada por REVERT & TCHOUMATCHENCO (1973) y TCHOUMATCHENCO (1996) como índice de zona desde el Sinemuriense Superior (Zona Raricostatum) hasta el Pliensbachense Inferior (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni). En la Cordillera Ibérica, GOY *et al.* (1984) definen una Zona Dunrobinensis con la misma extensión que la referida en este trabajo. En los Pirineos franco-españoles (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000) y en Asturias (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010) la encuentran en la misma posición estratigráfica.

### 2) Biozona Curviceps

Especie índice: *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852).

Especies asociadas: *T. dunrobinensis* (ROLLIER, 1917), *T. ranina* (SUESS, 1861) y ?*S. cf. squamiplex* (QUENSTEDT, 1871).

Distribución: Zona Jamesoni (Subzona Polymorphus) - Zona Ibex (Subzona Luridum).

Observaciones: Esta especie es muy abundante y característica en el Pliensbachense Inferior de la Cordillera Ibérica, sobre todo en las secciones de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1. Se ha citado como índice de zona en Les Causses (Zona Ibex: REVERT, 1971; REVERT & TCHOUMATCHENCO, 1973), Reino Unido (Zona Jamesoni, Subzona Taylori - Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus: AGER, 1977, 1994), Francia (Zona Jamesoni, Subzona Taylori - Zona Davoei, Subzona Capricornus: ALMÉRAS *et al.*, 1997), Pirineos franco-españoles (Zona Raricostatum - Zona Davoei, Subzona Figulinum *p.p.*: ALMÉRAS & FAURÉ, 2000) y borde sur del Macizo Armoricano (Zona Jamesoni, Subzona Taylori - Zona Davoei, Subzona Capricornus, ALMÉRAS *et al.*, 2010). Es una especie ampliamente reconocida en otras cuencas europeas para este intervalo temporal, que también está presente en el norte de África (ALMÉRAS *et al.*, 2007) y en las cuencas subbética y asturiana de España (BAEZA-CARRATALÁ, 2008; COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010).

### 3) Biozona Amalthei

Especie índice: *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT, 1852).

Especies asociadas: *G. curviceps* (QUENSTEDT, 1852), *T. ranina* (SUESS, 1861), *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812), *C. cf. briseis* (GEMMELLARO, 1874) y *F. furcata* BUCKMAN, 1918.

Distribución: Zona Davoei (Subzona Maculatum) - Zona Margaritatus (Subzona Stokesi).

Observaciones: La especie índice es muy abundante en las secciones del Sector Septentrional, particularmente en Préjano y Castrovido y en menor medida en Muro de Aguas. Su presencia es, hasta el momento, minoritaria en las otras dos áreas de la cuenca. Se ha utilizado como índice de zona en Bulgaria (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus - Subzona Gibbosus *p.p.*, REVERT, 1971; REVERT & TCHOUMATCHENCO, 1973), en Francia [Zona Margaritatus, subzonas Subnodosus y Gibbosus, asociada a *Z. (Z.) sarthacensis*, ALMÉRAS *et al.*, 1997] y en el Macizo Armoricano (Zona Davoei, Subzoa Figulinum - Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus *p.p.*, ALMÉRAS *et al.*, 2010). En los afloramientos de la costa asturiana se ha reconocido desde la Zona Davoei hasta la Zona Margaritatus, Subzona Stokesi (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010).

### 4) Biozona Muirwoodae

Especie índice: *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER, 1954.

Especies asociadas: *G. amalthei* (QUENSTEDT, 1852), *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812), *T. dumbletonensis* (DAVIDSON, 1878), *T. subconcinna* (DAVIDSON, 1852), *Q. quadrata* BUCKMAN, 1918, *Q. attenuata* (DUBAR, 1931) y *F. furcata* BUCKMAN, 1918.

Distribución: Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus) - Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus).

Observaciones: La especie índice es muy abundante en las secciones del Sector Septentrional (Préjano, Castrovido y, en menor medida, Muro de Aguas), poco frecuente en la Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1) y está mínimamente representada en la Rama Castellana (1 ejemplar en la sección de La Ventosa del Ducado). Ha sido citada en la Zona Margaritatus en Reino Unido (AGER, 1954) y en el Pliensbachense Superior de Les Causses (REVERT, 1971). En Asturias se ha reconocido en la Zona Margaritatus (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008; COMAS-RENGIFO & GOY, 2010).

---

Figura 174. Propuesta de zonación con rinconélidos para el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica, indicando las zonaciones establecidas con anterioridad para otras cuencas afines. Calibración de las zonas de ammonites a partir del trabajo de OGG *et al.* (2008). Abreviaturas: APY: Apyrenum, BRE: Brevispina, CAP: Capricornus, GIB: Gibbosus, FIG: Figulinum, HAW: Hawskerense, JAM: Jamesoni, LUR: Luridum, MAC: Maculatum, MARGARIT: Margaritatus, MAS: Masseanum, PAL: Paltus, POL: Polymorphus, RARICOST: Raricostatum, SIN: Sinemuriense, SUB: Subnodosus, STO: Stokesi, TAY: Taylori, TENUICOST: Tenuicostatum, TO: Toarciense y VAL: Valdani.



CRONOESTRATIGRAFIA				ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS												SUBZONAS												ZONAS											
--------------------	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

### 5) Biozona Cantabrica

Especie índice: *Gibbirhynchia cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY, 2009.

Especies asociadas: *T. tetrahedra* (SOWERBY, 1812), *T. dumbletonensis* (DAVIDSON, 1878), *T. subconcinna* (DAVIDSON, 1852), *Q. quadrata* BUCKMAN, 1918 y *Q. attenuata* (DUBAR, 1931).

Distribución: Zona Spinatum (Subzona Apyrenum) - Zona Tenuicostatum (Subzona Paltus).

Observaciones: La especie es relativamente abundante en la sección de Almonacid de la Cuba 2 de la Rama Aragonesa. Sin embargo, es bastante frecuente en los afloramientos de la Cordillera Cantábrica. Por esta razón se ha elegido como especie índice, ya que puede permitir correlacionar los materiales de ambas cuencas. Asimismo, ha sido utilizada como índice zonal para el intervalo Pliensbachense Superior (Zona Spinatum, Subzona Hawskerense - Toarciense Inferior (Zona Tenuicostatum, Subzona Semicelatum) de las cordilleras Ibérica y Cantábrica (GARCÍA JORAL & GOY, 2010).

En resumen, en la figura 174 se presentan las cinco biozonas propuestas, establecidas a partir del registro de las especies obtenido en las diez secciones estudiadas y marcando su comienzo con el primer registro de sus especies índice. La sucesión de rinconélidos y en especial la de las especies de los géneros *Tetrahynchia* y *Gibbirhynchia* ha permitido proponer una escala bioestratigráfica que se puede calibrar con la zonación estándar de ammonoideos. Asimismo, se ha efectuado una comparación con las principales escalas propuestas para otras cuencas próximas, donde también las especies de los géneros citados han sido frecuentemente utilizadas como especies índices de zonas y/o subzonas aunque, con frecuencia, con rangos estratigráficos diferentes a los establecidos en la Cordillera Ibérica.



## 8. CONSERVACIÓN DEL MATERIAL Y ASPECTOS PALEOECOLÓGICOS

---

### 8.1 INTRODUCCIÓN

Tras la muerte de cualquier organismo<sup>7</sup> tiene lugar una serie de procesos *post-mortem* que en el mejor de los casos permiten la preservación de sólo una parte de la comunidad original. Por esta razón, el estudio paleoecológico de una asociación fósil requiere de la observación previa de estos procesos con el objetivo de conocer cómo ha tenido lugar la fosilización. En general, el estado alcanzado por cualquier resto o señal organógena se denomina estado de conservación, y el proceso por el cual ha llegado a dicho estado recibe el nombre de fosilización (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1998, 2000).

---

<sup>7</sup> Aunque es frecuente relacionar la génesis de un fósil con la muerte de un organismo, el proceso por el que se ha generado cada uno de los restos o señales que denominamos fósiles no está necesariamente relacionado con su muerte. Por consiguiente, siguiendo a FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1998), consideraremos la fosilización como el conjunto de procesos que se inician con la producción de restos o de señales de actividad de un organismo.

## 8.2 CONSERVACIÓN DE LOS EJEMPLARES

La microestructura de la concha de los rinconélidos fue descrita por WILLIAMS (1965, 1966, 1968, 1971). Está constituida por dos capas calcíticas denominadas primaria y secundaria en función de su localización. La más externa es la primaria y deriva de la secreción de las células que constituyen el epitelio externo del manto; la secundaria o interna es segregada por esas mismas células en una fase más tardía. En esta capa secundaria, los cristales de calcita se disponen en forma de fibras monocristalinas orientadas según una dirección casi paralela a la superficie de las valvas. El espesor de la capa primaria se mantiene prácticamente constante en las valvas de braquiópodos de concha calcítica, mientras que la secundaria presenta un espesor y tipo de empaquetado variable en los distintos grupos taxonómicos (ÁLVAREZ & MARTÍNEZ CHACÓN, 2009). Asimismo, en los rinconélidos postpaleozoicos, la persistencia de los patrones geométricos de la capa secundaria ha mostrado ser un carácter de gran importancia para el establecimiento de relaciones filogenéticas (MANCENIDO & OWEN, 2001; RADULOVIC *et al.*, 2007; MANCENIDO & MOTCHUROVA-DEKOVA, 2010). El estado de conservación de la concha depende de su naturaleza, de tal modo que la capa primaria, más fina, suele destruirse con facilidad y la secundaria, algo más gruesa, puede disociarse en caso de transporte prolongado (LAURIN, 1984). El mecanismo de articulación de las conchas, muy eficaz en los braquiópodos, permite que generalmente las valvas permanezcan unidas tras la muerte del organismo.

En el material estudiado no se han encontrado ejemplares con las valvas disociadas ni se ha observado selección por tamaños. En términos generales, el estado de conservación de los rinconélidos es bueno, por lo que parece probable que hayan fosilizado sin sufrir un transporte *post-mortem* notable. En algunos ejemplares se han podido identificar mecanismos de alteración tafonómica (bioerosión, mineralización y distorsión mecánica) que serán descritos de forma sintética a continuación.

### 8.2.1 Bioerosión

En algunos ejemplares estudiados se han observado evidencias de bioerosión, bien en forma de perforaciones (figuras 175A), bien en forma de señales superficiales de mayor extensión (figuras 175B y C). En el primer caso, las perforaciones tienen una morfología subcircular o subelíptica y afectan al relleno sedimentario de la concha, no encontrándose sobre las valvas. Esto indica que la bioerosión tuvo lugar una vez que el resto quedó expuesto en superficie, por lo que estaría reelaborado. En el segundo caso, la actividad bioerosiva se localiza sobre la concha, observándose trazados alargados y sinuosos en forma de relieves negativos que han sido posteriormente rellenados por precipitación de minerales de hierro.

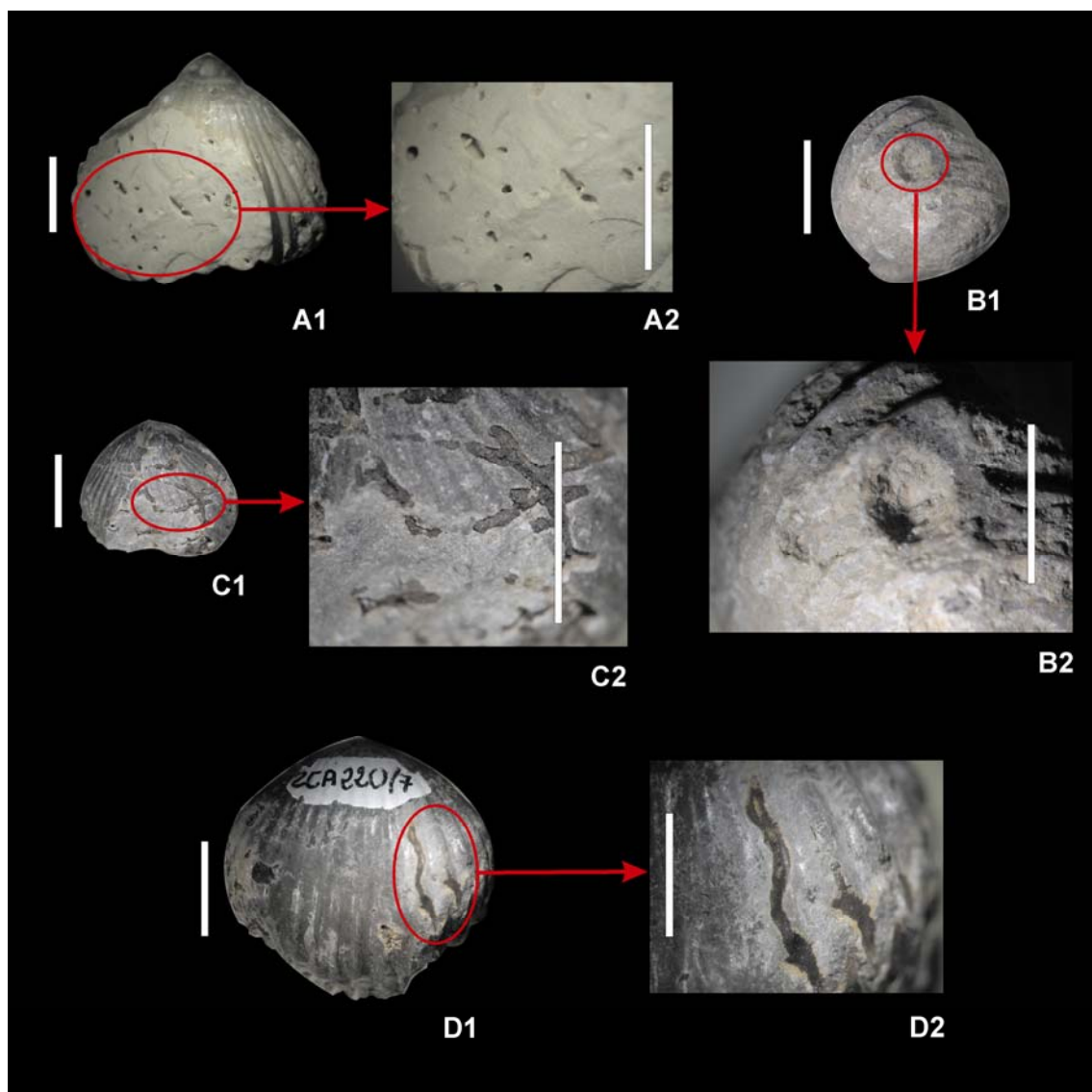


Figura 175. Bioerosión. A1) *T. dunrobinensis*. Ejemplar 1CU-34/4; A2) detalle de las perforaciones; B1) *T. tetrahedra*. Ejemplar SP-77/14; B2) detalle del boring; C1) *G. amalthei*. Ejemplar CA-260/17; C2) detalle de las trazas ramificadas del ejemplar anterior; D1) *G. curviceps*. Ejemplar CA-220/7; D2) detalle de las galerías realizadas a favor de las costillas del ejemplar anterior. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm.

TADDEI RUGGIERO (1990) estudió evidencias de bioerosión en conchas de braquiópodos pliocenos y actuales, indicando que las señales observadas eran debidas a la actividad de depredadores y epibiontes. Distinguió trazas de predación (*praedichnia*), entre las que se encuentran las perforaciones o *borings* de contorno subcircular, probablemente debidos a gasterópodos; y trazas de habitación (*domichnia*), caracterizadas por su morfología alargada y sinuosa, frecuentemente ramificada. Se atribuyen a la acción de esponjas o de gusanos poliquetos. KOWALEWSKI *et al.* (1998) han identificado monoperforaciones atribuidas a predación en braquiópodos del Sinemuriense de Hungría similares a la de la figura 175B. Si bien

las bioerosiones observadas en los ejemplos expuestos son difíciles de relacionar con la actividad de un organismo concreto, es probable que se deban a la acción de organismos perforadores de sustratos duros.

#### 8.2.2 Mineralización: cementación de cavidades

Consiste en la adición de componentes minerales debido a la migración de fluidos durante la fase de enterramiento, que tiene como consecuencia la génesis de modificaciones en la composición mineralógica y en la estructura de los elementos conservados. Se produce en fases fosildiagenéticas tempranas. Tras los procesos de biodegradación-descomposición que generan la pérdida de las partes blandas, se originan cavidades vacías en el interior de las conchas que pueden ser posteriormente rellenadas por adición de nuevos componentes minerales a los elementos conservados. En el caso de los rinconélidos este tipo de proceso es más frecuente que en otros grupos de braquiópodos debido al pequeño tamaño del foramen, que no siempre permite el relleno de la concha durante el enterramiento, de forma que puede generarse un microambiente en el interior que favorezca la precipitación de cristales.

En la mayoría de los casos el material de relleno está constituido por partículas sedimentarias, pero en otras ocasiones se observa que el interior de las conchas está tapizado total o parcialmente por cristales de calcita que impiden el estudio de la morfología interna (figura 176). La cementación de cavidades produce geodas en el interior de las conchas que no siempre se observan con facilidad. En algunos casos los cristales de calcita no rellenan íntegramente la cavidad, de manera que al realizar las secciones seriadas se observan estadios de relleno sedimentario que permiten estudiar los caracteres internos, seguidos por etapas en las que ha tenido lugar una cementación calcítica que ha impedido la conservación de las estructuras internas. Otras veces, en los rinconélidos se aprecian rellenos de cristales de calcita que son visibles externamente por la rotura parcial de la concha.

De forma puntual, en algunos ejemplares de la sección de Préjano se han encontrado rellenos parciales de sulfuros de hierro (pirita o marcasita) que no parecen seguir un patrón de distribución concreto y que únicamente se han observado al realizar secciones seriadas, sin detectarse indicios externos en la concha de la presencia de estos sulfuros. Como se comentará en el siguiente apartado, en otros ejemplares de Préjano sí se han observado cristales de sulfuros de hierro en la pared externa de la concha, si bien no se ha investigado su continuidad en el interior.

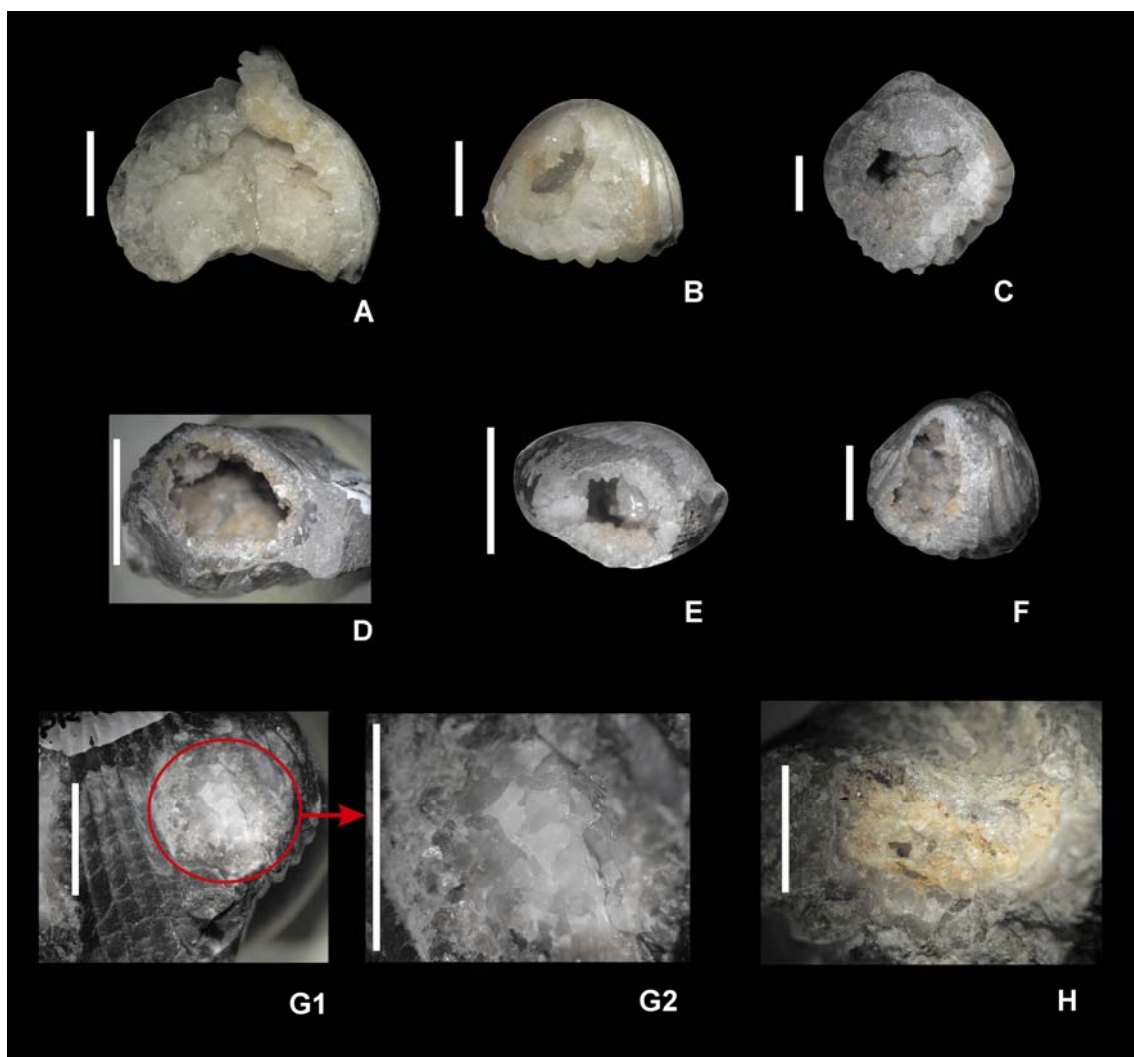


Figura 176. Cementación de cavidades tras el proceso de biodegradación-descomposición de la materia orgánica y el enterramiento de los ejemplares. A) *T. dunrobinensis*. Ejemplar 1CU-34/9; B) *T. dunrobinensis*. Ejemplar 1CU-99/19; C) *T. dunrobinensis*. Ejemplar 1CU-108/27; D) *T. dunrobinensis*. Ejemplar CA-218/23; E) *T. ranina*. Ejemplar CA-234/9; F) *T. dunrobinensis*. Ejemplar CA-218/17; G1) *T. ranina*. Ejemplar PR-103/1; G2) detalle del ejemplar anterior; H) *T. subconcinna*. Ejemplar SP-131/46. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm.

### 8.2.3 Mineralización: reemplazamiento

El reemplazamiento consiste en la sustitución de componentes minerales por otros de diferente composición química. Se han observado algunos reemplazamientos del carbonato de la concha por cristales de sulfuros de hierro (pirita o marcasita, figura 177). La piritización se produce en fases de fosildiagénesis temprana, es decir, antes de la compactación del sedimento y dentro de los primeros metros del sedimento no consolidado (BRETT & BAIRD, 1986).

Este tipo de mineralización sólo se ha encontrado en algunos ejemplares procedentes de la sección de Préjano, en la que la presencia de materia orgánica ha podido



favorecer la precipitación de sulfuros en la superficie de las conchas. Los cristales forman agregados que se localizan de forma aleatoria y siempre ocupan pequeñas áreas de la pared de la concha.

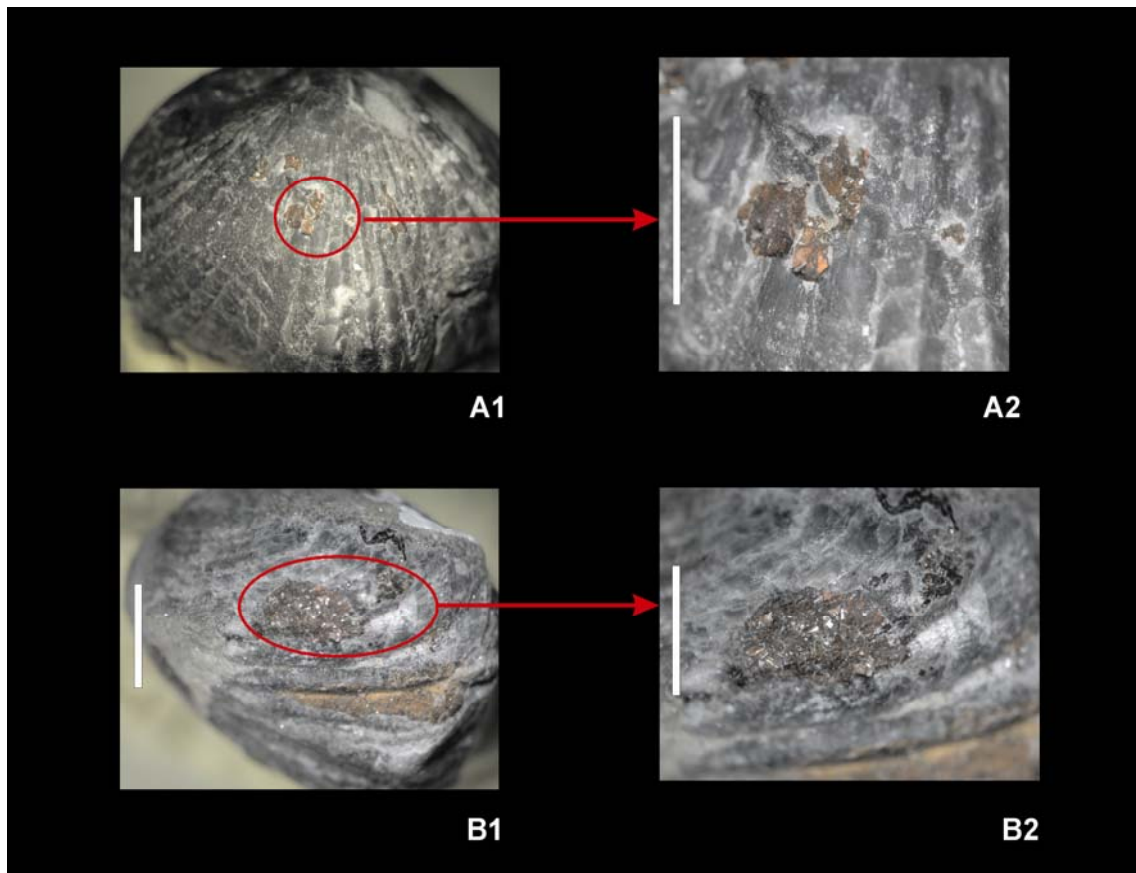


Figura 177. Mineralización: reemplazamiento por sulfuros de hierro. A1) *T. ranina*. Ejemplar PR-103/1; A2) detalle del crecimiento de los cristales de sulfuro de hierro sobre la superficie de la concha del ejemplar anterior; B1) *G. amalthei*. Ejemplar PR-401/26; B2) detalle del ejemplar PR-401/26. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm.

La precipitación de sulfuros de hierro se relaciona con la presencia de sedimentos ricos en materia orgánica, cuya elevada concentración favorece durante la descomposición anaerobia la reducción del sulfato disuelto en el agua del mar (LOZANO & RODRIGO, 1998). Por otra parte, la mayoría de los fangos marinos contiene suficiente hierro para formar pirita o marcasita. Los materiales de la sección de Préjano presentan mayor contenido en materia orgánica que los de otras secciones, lo que se pone de manifiesto por su característico color oscuro, y constituyen por tanto ambientes favorables para la formación de estos sulfuros.

#### 8.2.4 Mineralización *sensu stricto*

Este mecanismo de alteración tafonómica consiste en la incorporación de componentes minerales en los elementos conservados. En este sentido, se han

observado escasos ejemplares del nivel 108 de la sección de Almonacid de la Cuba 1 con lo que parecen ser cristales de yeso de tonalidades rojizas en la superficie de la concha (figura 178). En algunos casos los cristales se han conservado (figuras 178 A3 y B4) y en otros se han disuelto, permaneciendo sin embargo la oquedad en la que se alojaron originalmente (figuras 178 A2 y B2)

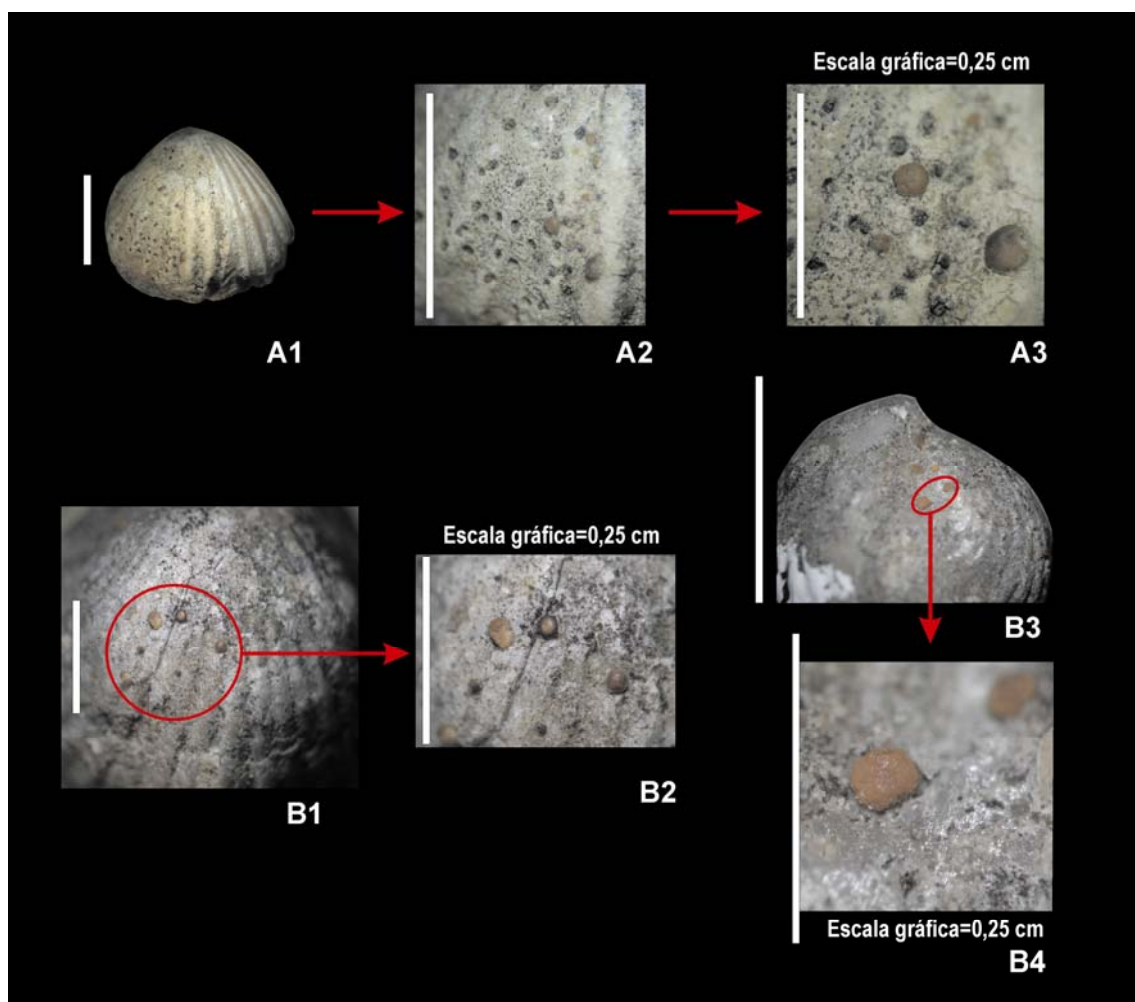


Figura 178. Mineralización *sensu stricto*. A1) *G. curviceps*. Ejemplar 1CU-108/12; A2) detalle de los cristales de yeso y los huecos en los que presumiblemente se alojaron otros cristales antes de su disolución; A3) detalle con más aumentos del ejemplar anterior; B1) *G. curviceps*. Ejemplar 1CU-108/81; B2) detalle de la vista dorsal del ejemplar anterior; B3) vista lateral del mismo ejemplar; B4) detalle aumentado del ejemplar anterior. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm salvo indicación contraria.

El origen de estos sulfatos en las conchas podría estar relacionado con la presencia de formaciones yesíferas terciarias en áreas muy próximas a la sección estudiada, según se puede observar en el Mapa de Rocas Industriales de la hoja de Daroca a escala 1:200.000 (ITGE-IBERGESA, 1974). Esta hipótesis puede apoyarse en el esquema estructural en el que se integra el afloramiento (figura 179), situado en el flanco sur de un anticlinal jurásico que comprende materiales de edad Sinemuriense-

Toarciense sobre los que se apoyan discordantes materiales paleógenos constituidos por arcillas rojas, yesos y niveles de conglomerados (COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999). La manera de comprobar el origen de los yesos sería la realización de un análisis isotópico que asegurase que su procedencia es la misma, si bien este tipo de estudio excede los objetivos del presente trabajo.

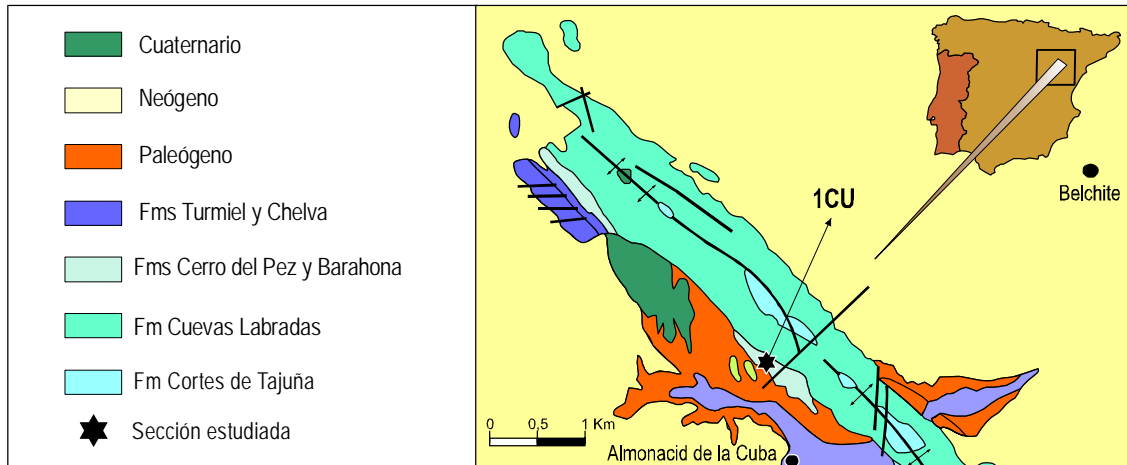


Figura 179. Esquema geológico del área de Almonacid de la Cuba-Belchite y localización de la sección de Almonacid de la Cuba 1 (Modificado de COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999).

Otra posible explicación para la génesis del yeso puede relacionarse con la formación temprana de sulfuros de hierro asociada a la descomposición de materia orgánica. Las cavidades que se observan en la superficie sólo afectan a la mitad de la concha, concentrándose en un área definida por un plano perpendicular al de simetría (figura 178 A1). Esta situación parece sugerir que, tras la muerte del animal, la concha quedó semienterrada. La zona descubierta, única parte accesible, fue perforada por algún organismo bioturbador. Su muerte se produjo en una nueva fase de enterramiento y el proceso de putrefacción consumió parcialmente el oxígeno, pudiéndose generar un microambiente reductor adecuado para la nucleación de sulfuros de hierro (comúnmente pirita o marcasita; MORSE *et al.*, 1987). Posteriormente y en un ambiente prácticamente superficial, la oxidación del sulfuro, unida a procesos de evaporación, pudo favorecer la precipitación local de yeso. Otros procesos más recientes, mecánicos o químicos, eliminaron parte del yeso, lo que explicaría la persistencia de sólo algunos restos de dicho sulfato en las perforaciones generadas originalmente por bioturbación. La oxidación de sulfuros y posterior precipitación de sulfatos en condiciones similares ha sido explicada, entre otros, por MASSMANN *et al.* (2003). En cualquier caso es necesario señalar que las dos hipótesis expuestas son puramente especulativas, ya que sin datos isotópicos que las avalen no es posible contrastarlas.

### 8.2.5 Distorsión mecánica

Normalmente, este mecanismo de alteración tafonómica se produce en fases fosildiagénéticas tardías por efecto de procesos de compactación, que tienen como consecuencia la rotura o deformación de los elementos conservados. Su principal consecuencia es la modificación de la morfología de la concha (figura 180), que en ocasiones impide o dificulta la identificación de los ejemplares.

En el material estudiado se han observado frecuentes casos de deformación entre los ejemplares del nivel 215 de la sección de Castrovido (figuras 180A, B y C, *G. curviceps*). Asimismo, se incluye también un ejemplar de Préjano (figura 180E, *G. amalthei*). Los rinconélidos aparecen aplastados siguiendo un eje perpendicular a su longitud, lo que sugiere que debieron rodar sobre el fondo marino tras la descomposición del pedúnculo, circunstancia probablemente propiciada por la tendencia a la equidimensionalidad de las conchas al tratarse de ejemplares del género *Gibbirhynchia*. Sin embargo, no puede descartarse que esta deformación paralela al eje de anchura máxima en los cuatro ejemplares se deba al azar.

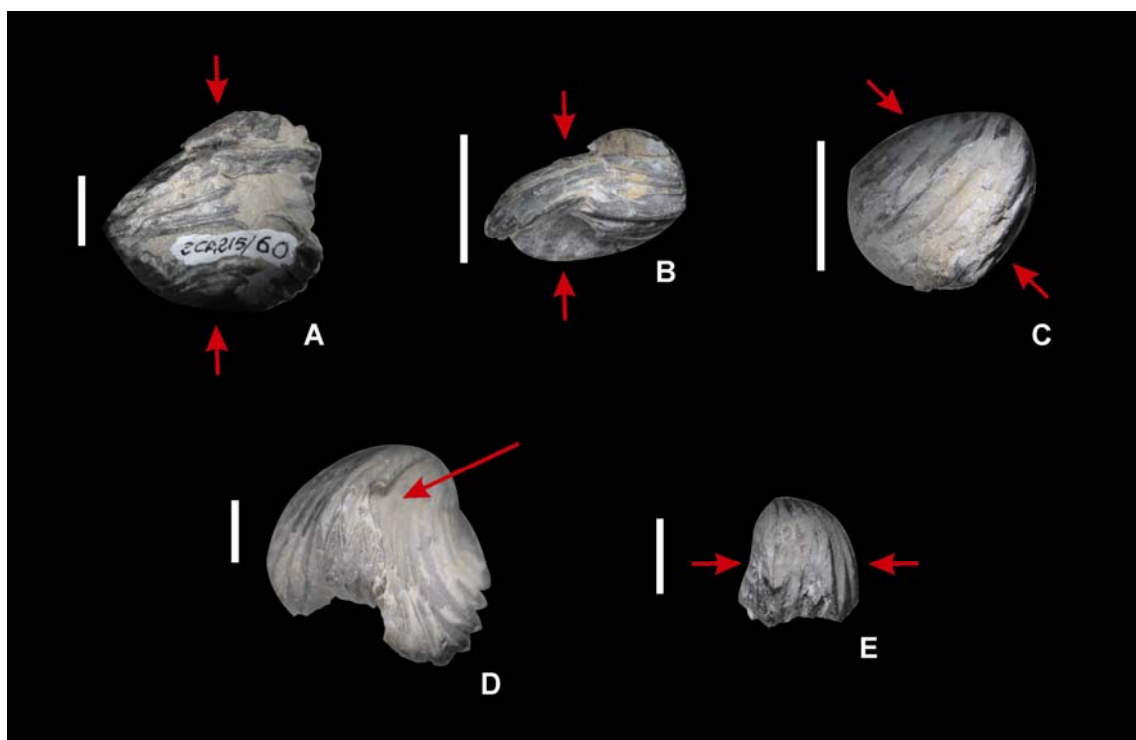


Figura 180. Distorsión mecánica. Las flechas indican el sentido de la deformación. A) *G. curviceps*. Ejemplar CA-215/60; B) *G. curviceps*. Ejemplar CA-215/61; C) *G. curviceps*. Ejemplar CA-215/63; D) *T. ranina*. Ejemplar 1CU-171/5; E) *G. muirwoodae*. Ejemplar PR-404/1. Escala gráfica en todos los ejemplares: 0,5 cm.

En la figura 180D se observa una deformación parcial en forma de depresión de la pared de la valva dorsal producida antes del relleno completo de la concha. La deformación plástica de las conchas vacías o semivacías parece estar relacionada con

una tasa de sedimentación alta y rápida que no permite el relleno sedimentario completo del interior de la concha a través del foramen.

### 8.3 ASPECTOS PALEOECOLÓGICOS

En términos generales, los braquiópodos son invertebrados marinos bentónicos que forman parte de la epifauna sésil. Viven fijados a un sustrato mediante un pedúnculo flexible y son filtradores suspensívoros, por lo que su instalación en un ambiente determinado depende en gran medida de la disponibilidad de oxígeno, de nutrientes y de la naturaleza del sustrato. Los estudios ecológicos sobre braquiópodos actuales muestran que muchos de ellos viven en un amplio rango batimétrico y latitudinal (EMIG, 1988; FOSTER, 1989). Es más, los factores que parecen gobernar la distribución de las formas actuales son el tipo de sustrato, la especificidad del sistema peduncular y la capacidad de dispersión de las larvas (RICHARDSON, 1997). Por lo tanto, existen factores limitantes para la colonización de los fondos por los braquiópodos, particularmente aquellos que afectan a la estabilidad del sustrato de fijación, como por ejemplo tasas de sedimentación elevadas, fases de erosión o de removilización de los fondos, actividad de organismos bioturbadores, etc. (ALMÉRAS & FAURÉ, 1990). De este modo, las adaptaciones de los braquiópodos al medio dependerán estrechamente de las condiciones ambientales. En las formas fósiles, estas condiciones están íntimamente ligadas al ambiente sedimentario y, en consecuencia, al tipo de facies.

En la Cordillera Ibérica, el marco general para el ambiente de sedimentación instalado en la cuenca durante el Jurásico Inferior es el de una extensa plataforma carbonática en la que también se depositaron materiales margosos. La geometría y evolución de esta plataforma estuvo condicionada por la actividad de fallas sinsedimentarias desarrolladas dentro de una cuenca intraplaca sometida a un ambiente extensional, al que se asoció una actividad magmática de cierta entidad (GÓMEZ *et al.*, 2004). El registro fósil asociado es especialmente abundante en ammonoideos, cuyas conchas llegaron a la plataforma por deriva necroplanctónica desde otras áreas marinas más abiertas, tanto desde la Provincia Mediterránea como desde la Provincia del Noroeste de Europa. En los momentos de máximos transgresivos se produce la colonización de la plataforma, la inmigración de taxones oceánicos y el desarrollo de especies endémicas (FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 2004).

A partir de trabajos de distinta índole sobre la Cordillera Ibérica que, entre otros, han realizado BORDONABA & AURELL (2001, 2002), CAPOTE *et al.* (1982), COMAS-RENGIFO (1982), COMAS-RENGIFO *et al.* (1999), COMAS-RENGIFO *et al.* (2007), GÓMEZ (1991), GÓMEZ *et al.* (2003), GÓMEZ & GOY (2004, 2005), etc., es posible conocer el modelo de depósito y los ciclos deposicionales en este paleoambiente del Jurásico Inferior. Así,

durante el Pliensbachense Inferior, la sedimentación de la Fm Cuevas Labradas se produjo en el contexto de una plataforma somera de carbonatos de tipo rampa homoclinal en la que tuvo lugar un impulso transgresivo importante.

La Fm Almonacid de la Cuba, sólo presente en las secciones de la Rama Aragonesa, es el equivalente lateral de una parte del miembro superior de la Fm Cuevas Labradas. Se sitúa entre el techo de esta formación y la base de la Fm Cerro del Pez. El ambiente en el que se produjo la sedimentación en esta unidad parece corresponder al de una plataforma externa en la que se depositaron terrígenos finos de naturaleza margosa y fangos de carbonatos.

A comienzos del Pliensbachense Superior se depositan los materiales de la Fm Cerro del Pez en un ambiente de plataforma carbonática de baja energía a la que llegan clásticos finos procedentes de macizos emergidos situados en áreas occidentales y septentrionales. El depósito de los materiales margosos de esta unidad representa un importante episodio transgresivo que dio lugar a la instalación de condiciones marinas relativamente abiertas, favoreciendo la presencia de comunidades de organismos con elevada diversidad (GÓMEZ & CANALES, 2008).

La sedimentación de los materiales de la Fm Barahona se produjo en un ambiente de plataforma submareal de escasa profundidad con influencia frecuente de la acción de las tormentas. Las calizas bioclásticas que caracterizan la sedimentación de esta unidad representan un episodio de somerización y, por tanto, el tránsito a condiciones marinas menos profundas. Debido a la tectónica sinsedimentaria, el techo de esta formación, situado entre el Pliensbachense Superior y el Toarciense, es diacrónico a escala de piso. Así, mientras que en algunas secciones de la parte norte de la Rama Castellana (La Ventosa del Ducado y Turmiel) y en Sierra Palomera, los ammonioideos indican una edad Toarciense Inferior para la parte terminal de la Fm Barahona, en Almonacid de la Cuba 2 los primeros *Dactylioceras* aparecen en las margas de la Fm Turmiel. Esta heterocronía se debe a la actuación de las fallas de Montalbán y de Sierra Palomera, que compartimentan la Rama Aragonesa en una serie de bloques descendientes hacia el NE, lo que permite que las facies de plataforma externa avancen hacia el SO en el tránsito Pliensbachense-Toarciense y sean en este sentido progresivamente más modernas (GOY *et al.*, 1997).

Como ya se ha comentado, cualquier observación paleoecológica se basa en gran medida en el análisis de las interacciones entre los organismos y el medio. En los rinconélidos estudiados se observa cierta variación en las asociaciones en el contexto general de un mismo paleoambiente de plataforma carbonática poco profunda sometida a ciertas oscilaciones del nivel del mar.

## 8.3.1 Asociaciones de rinconélidos

En relación con la organización secuencial de los materiales de la Cordillera Ibérica, durante el Pliensbachense se han definido dos ciclos de segundo orden (LJ-2 y LJ-3, GÓMEZ & GOY, 2004, 2005, ver figura 8 del capítulo de Contexto geográfico y geológico, pág. 49) en los que se reconocen dos máximos transgresivos coincidentes con las zonas Jamesoni y Margaritatus. Las variaciones batimétricas afectan a la abundancia y diversidad de los braquiópodos y parecen estar relacionadas con renovaciones en las asociaciones faunísticas.

En la Zona Jamesoni se registra de manera significativa la asociación *T. dunrobinensis* - *T. ranina* - *G. curviceps*. *T. dunrobinensis* y *G. curviceps* son muy abundantes en las secciones de Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1 y aparecen en menor medida en Talveila, Sierra Palomera y La Ventosa del Ducado (figura 181A). Por su parte, *T. ranina* es también frecuente en Préjano, Castrovido y Almonacid de la Cuba 1, escasa en Talveila y en Renales, estando ausente en Sierra Palomera y La Ventosa del Ducado (figura 181B). Si bien *T. dunrobinensis* se conoce en la cuenca desde el Sinemuriense Superior (sección de Taleveila), el primer registro de *T. ranina* y *G. curviceps* tiene lugar en la Zona Jamesoni.

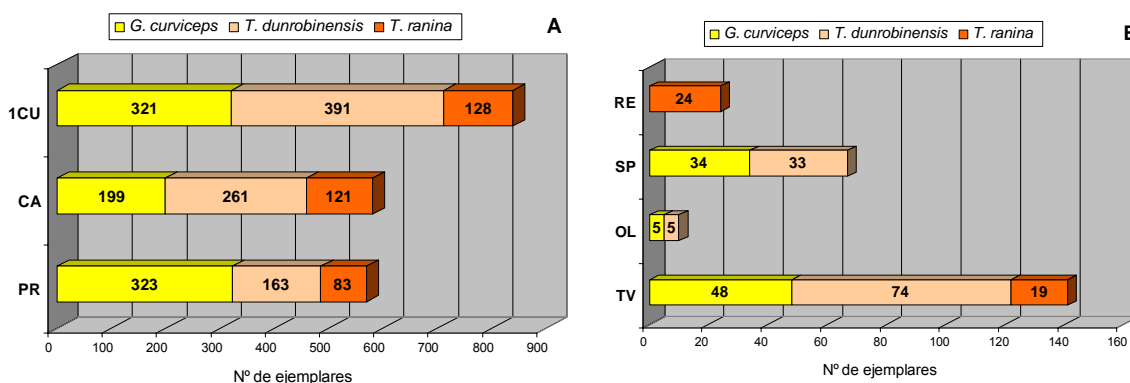


Figura 181. Abundancia de rinconélidos en la Zona Jamesoni de las secciones estudiadas.

Esta etapa de inundación de la plataforma de carbonatos en la que se produce el depósito de la Fm Cuevas Labradas parece favorable a la instalación de los braquiópodos tras las condiciones más restringidas reinantes durante el Sinemuriense, debido a que los episodios transgresivos aumentan las superficies susceptibles de ser colonizadas, favoreciendo la conquista de nuevos nichos ecológicos. Incluso en el área septentrional de la Cordillera Ibérica (sección de Préjano), donde las facies que se reconocen indican condiciones de plataforma abierta, los rinconélidos son muy numerosos en este intervalo de tiempo. En la Rama Castellana (La Ventosa del Ducado y Renales) se registran escasos ejemplares, cuya abundancia relativa aumenta hacia el sureste (sección de Sierra Palomera en la Rama Aragonesa).



Asimismo, cabe destacar la presencia de un reducido número de ejemplares de ?*S. cf. squamiplex* en La Ventosa del Ducado, única sección en la que hasta el momento se ha reconocido esta especie.

Durante la Zona Ibex los rinconélidos son muy escasos en la Rama Castellana. En el Sector Septentrional y en la Rama Aragonesa se encuentran *T. ranina* y *G. curviceps*, representadas en las secciones de Préjano y Almonacid de la Cuba 1 (figura 182A). Estas especies persisten de forma residual hasta la Zona Davoei, subzonas Maculatum y Capricornus, respectivamente, siendo reemplazadas por una nueva asociación dominada por especies de *Gibbirhynchia* y *Tetrahynchia* (*G. amalthei* y *T. tetrahedra*), y la aparición puntual en la sección de Castrovido de *C. cf. briseis*, especie de afinidades mediterráneas (figura 182B). La máxima diversidad se localiza en esta sección, con tres especies registradas, mientras que la máxima abundancia se detecta en Préjano, con *G. amalthei* prácticamente como única especie a lo largo de toda la biozona. El tránsito entre Pliensbachense Inferior y Superior supone la permanencia en la cuenca de *T. tetrahedra*, *G. amalthei* y *C. cf. briseis* y la aparición de nuevas especies a lo largo de las zonas Margaritatus y Spinatum. *T. tetrahedra*, *T. ranina* y *G. curviceps* están representadas por muy pocos ejemplares en la Zona Davoei.

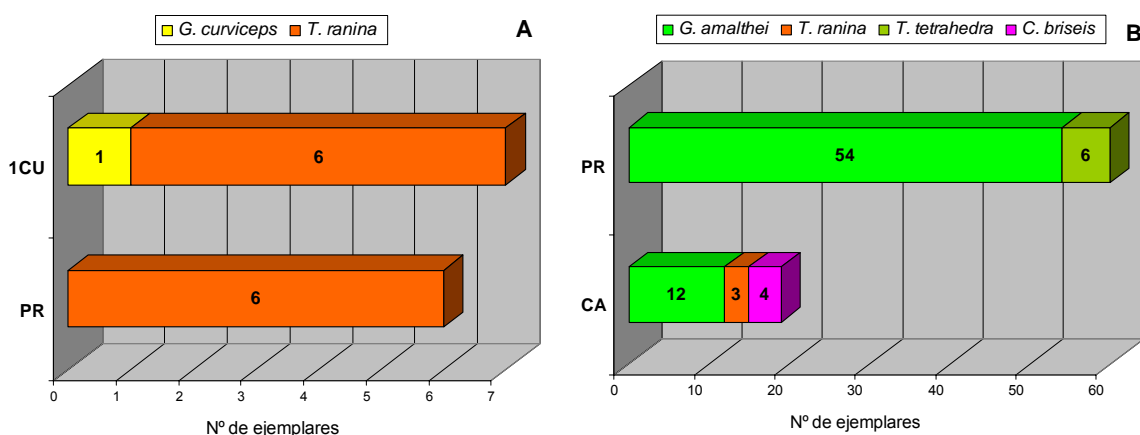


Figura 182. Abundancia de rinconélidos en las zonas Ibex (A) y Davoei (B) de las secciones estudiadas.

El siguiente episodio que marca un cambio en las asociaciones de rinconélidos tiene lugar en el máximo transgresivo de la Zona Margaritatus. Si bien persiste el registro de *G. amalthei* y *T. tetrahedra*, nuevas especies de estos géneros colonizan la cuenca. Aparecen por primera vez *G. muirwoodae*, *T. dumbletonensis* y *T. subconcinna*, acompañadas por otras formas como *Q. quadrata*, *Q. attenuata* y *F. furcata* (figuras 183A y B). Su representación es muy desigual, de tal modo que la máxima abundancia de *G. amalthei* y *G. muirwoodae* se encuentra las secciones más septentrionales (Préjano, Castrovido y, en menor medida, en Muro de Aguas).



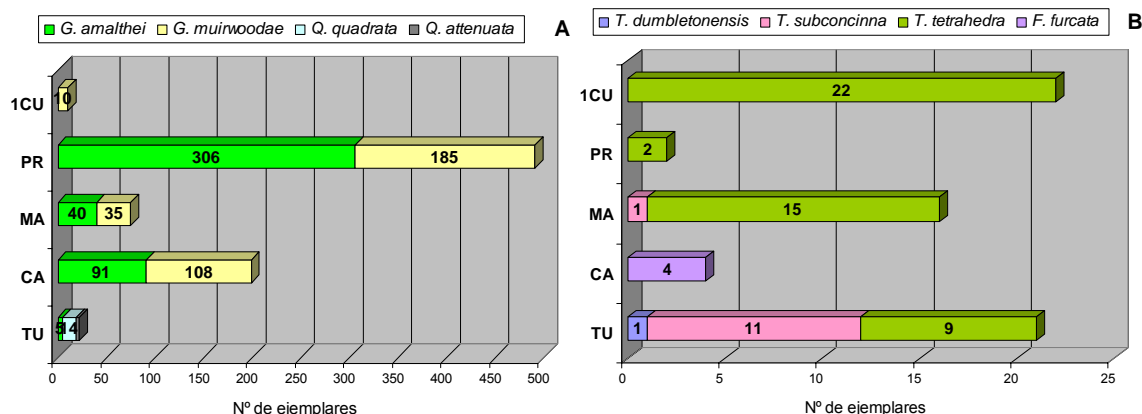


Figura 183. Abundancia de rinconélidos en la Zona Margaritatus de las secciones estudiadas.

Por otro lado, *T. dumbletonensis* es una especie con escasa representación en la cuenca. Se han identificado 21 ejemplares distribuidos en La Ventosa del Ducado, Renales, Turmiel y Sierra Palomera. *T. subconcinna* es significativamente abundante en Sierra Palomera (92 ejemplares) y también se ha reconocido en La Ventosa del Ducado y Turmiel con 6 y 7 ejemplares, respectivamente. Las especies pertenecientes al género *Quadratrhyndia* sólo se localizan en bajo número en la sección de Turmiel asociadas a estas dos últimas formas. Por su parte, *T. tetrahedra* se ha identificado en la Subzona Subnodosus de Muro de Aguas y *F. furcata* se ha reconocido exclusivamente en un nivel de la Zona Margaritatus de la sección de Castrovido.

El final del Pliensbachense Superior viene marcado por una fase regresiva representada por el retorno a la sedimentación carbonática. Los materiales bioclásticos que constituyen la Fm Barahona se organizan en secuencias de somerización depositadas en una plataforma de escasa profundidad, a menudo sometida a la acción de las tormentas (GÓMEZ, 1991). En términos generales, los rinconélidos son poco abundantes en la Zona Spinatum en comparación con el registro conocido para las zonas Jamesoni y Margaritatus (figura 184), si bien su diversidad es mayor que en la primera de estas biozonas.

Se ha encontrado una nueva especie de *Gibbirhynchia* sólo identificada en la Rama Aragonesa: *G. cantabrica*. Al igual que *Q. attenuata*, persiste durante la Zona Tenuicostatum (Subzona Paltus) del Toarciense Inferior. *G. cantabrica* es una especie frecuente en los afloramientos del Jurásico Inferior de Asturias. En la Cordillera Ibérica sólo se ha encontrado en la Zona Spinatum de las secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2, siendo mucho más abundante y registrándose de forma prácticamente monoespecífica en los niveles margosos de Almonacid de la Cuba 2.

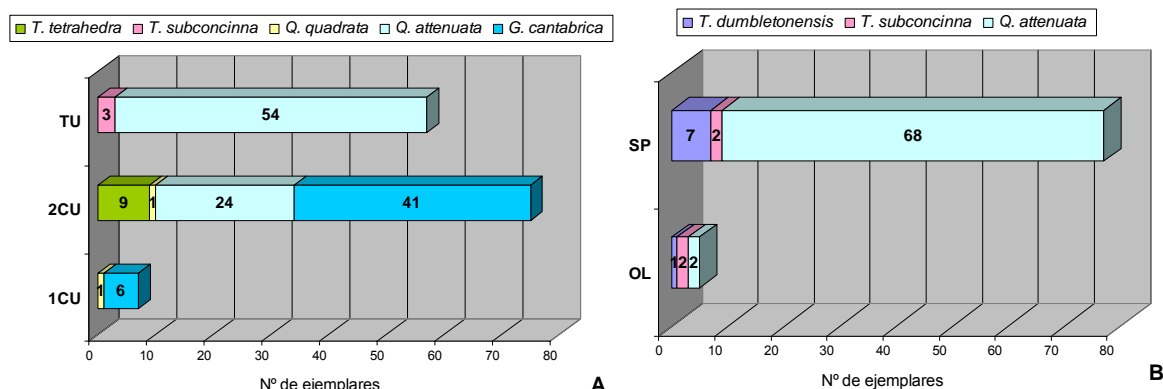


Figura 184. Abundancia de rinconélidos en la Fm Barahona de las secciones estudiadas. A) Zona Spinatum; B) últimos niveles de la Fm Barahona.

En resumen, en la Cordillera Ibérica los episodios de máximos transgresivos tienen lugar en las zonas Jamesoni y Margaritatus. En las secciones estudiadas se observa que estos momentos de máxima profundización de la cuenca se corresponden con el registro de asociaciones de rinconélidos que presentan gran abundancia y diversidad. La asociación *T. dunrobinensis* - *T. ranina* - *G. curviceps* se caracteriza por un importante número de ejemplares presente en el Sector Septentrional (Préjano, Castrovido y, en menor medida, Talveila) y en la Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1). Las etapas de retroceso del nivel del mar (zonas Ibex y Davoei) afectan a las comunidades bentónicas, reconociéndose asociaciones de rinconélidos mucho menos numerosas y diversas. Cuando se modifican las condiciones eustáticas y se produce una nueva inundación de la plataforma (Zona Margaritatus), se detecta en la cuenca un aumento en la diversidad de las asociaciones y en el número de ejemplares que las conforman (*G. amalthei*, *G. muirwoodae*, *T. tetrahedra*, *T. subconcinna*, *T. dunrobinensis*, *C. cf. briseis*, *F. furcata*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata*). Es probable que la disponibilidad de nuevos nichos ecológicos, favorecida por el aumento del nivel del mar, permitiera a los rinconélidos colonizar nuevas áreas facilitando su expansión.

### 8.3.2 Ambientes sedimentarios

El estudio sedimentológico y las asociaciones de fósiles (detalladas en la mayoría de los trabajos ya mencionados sobre bioestratigrafía del Jurásico Inferior) permiten conocer las condiciones de depósito e inferir un modelo general para cada una de las secciones estudiadas. En este sentido y en un recorrido de N a S, las secciones más septentrionales son Préjano y Muro de Aguas. Se sitúan en la Sierra de Cameros, que junto con la de la Demanda constituye la zona de enlace entre la Cordillera Ibérica y la Cordillera Cantábrica y Pirineos. Presentan características litológicas más similares a las de la Cordillera Cantábrica y Asturias que a las de la propia Cordillera Ibérica. La alternancia de calizas y margas típica de las series jurásicas posee ciertas peculiaridades en ambas secciones, como por ejemplo un cierto contenido en materia

orgánica que se manifiesta por la coloración oscura de las rocas, que induce a pensar en un ambiente con una proporción de oxígeno reducida y, por tanto, posiblemente reductor. El ambiente de sedimentación corresponde a una plataforma abierta de cierta profundidad. En Préjano, el registro de rinconélidos es muy abundante y prácticamente continuo, con excepción de la Zona Ibex, donde sólo aparece *T. ranina* en los tres primeros niveles. En Muro de Aguas la Zona Margaritatus está bien representada por *G. amalthei* y *G. muirwoodae*, encontrándose además *T. tetrahedra* en la Subzona Subnodosus.

En la sección de Castrovido, situada al suroeste de Préjano y Muro de Aguas, durante la mayor parte de la Zona Jamesoni el ambiente de sedimentación se relaciona con una plataforma cuyo grado de confinamiento aumenta progresivamente, de tal modo que la secuencia inicial se corresponde con un ambiente submareal de salinidad normal, bien oxigenado y con energía hidrodinámica de baja a media, y la secuencia final culmina con facies de plataforma confinada de escasa energía en el tramo I (COMAS-RENGIFO *et al.*, 1988). El registro de rinconélidos y el de otros organismos bentónicos referidos en ese trabajo (bivalvos, gasterópodos y equinodermos) es coincidente con las condiciones sedimentarias, propicias para la instalación de estas comunidades. Así, en los primeros niveles de la sección se encuentran abundantes *T. dunrobinensis*, pero su registro y abundancia disminuyen progresivamente, ya que hasta el momento no se han reconocido en los potentes bancos de calizas que constituyen los tramos G e I. El final de la Zona Jamesoni supone el retorno a condiciones de rampa abierta poco profunda con salinidad normal, buena oxigenación y con registro de numerosos y diversos rinconélidos hacia el techo. El tránsito al Pliensbachense Superior se produce con las mismas condiciones ambientales y de abundancia de braquiópodos, mientras que los niveles terminales de la Zona Margaritatus, más calcáreos y bioclásticos, se depositaron en un contexto similar pero de menor profundidad, con aumento de la energía. Estos niveles corresponden al tramo L y se disponen según una secuencia general de somerización relacionada con el aumento en la producción de carbonatos y la entrada de aportes, siendo muy escaso el registro de rinconélidos.

La última sección estudiada en el Sector Septentrional es la de Talveila, situada al sureste de Castrovido. Los materiales, de edad Pliensbachense Inferior, se disponen en una alternancia de calizas y margas con predominio de los términos margosos hacia el techo. El ambiente de sedimentación corresponde a una rampa abierta proximal de escasa profundidad, con salinidad normal y aguas oxigenadas, lo que se infiere de la abundancia de fósiles de organismos epi y endobiontes (COMAS-RENGIFO & YÉBENES, 1988). El registro de rinconélidos (*T. dunrobinensis*, *T. ranina* y *G. curviceps*) es bastante constante a lo largo de la unidad D de la serie correspondiente

a la Fm Cuevas Labradas, con una mayor presencia en los términos más carbonáticos.

En la Rama Aragonesa se han estudiado las secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2 y Sierra Palomera. En la primera de ellas los materiales del Pliensbachense alcanzan gran espesor y en general se organizan en secuencias de somerización estratocrecientes, si bien en algunos episodios de la Zona Ibex y en el techo de la Zona Spinatum se detectan secuencias de profundización (COMAS-RENGIFO *et al.*, 1999). La máxima abundancia y diversidad de rinconélidos se corresponde con la Zona Jamesoni y contrasta con el registro mínimo de ejemplares al comienzo de la Zona Ibex. A partir de este momento los braquiópodos son en general muy escasos, encontrándose los siguientes rinconélidos en las zonas Margaritatus y Spinatum, si bien en muy bajo número.

Los materiales que afloran en la sección de Almonacid de la Cuba 2 permiten completar el registro en esta área de la Zona Spinatum (Subzona Hawskerense) y el tránsito al Toarciense Inferior. La sedimentación en esta subzona corresponde a una secuencia de profundización que se pone de manifiesto por el aumento hacia el techo del espesor de los tramos margosos. En estos niveles se sitúa el registro de *G. cantabrica*, asociada en algunos de ellos a *Q. attenuata*. Las facies se interpretan como correspondientes a un ambiente de plataforma externa de baja energía para la Fm Turmiel, unidad correspondiente al límite Pliensbachense Superior-Toarciense Inferior en esta área (GOY *et al.*, 1997).

En Sierra Palomera, los rinconélidos que aparecen en la Fm Cuevas Labradas son relativamente abundantes, pero presentan un estado de conservación deficiente que en ocasiones dificulta su identificación a nivel específico y en otras impide la toma de datos biométricos. Están representados por *T. dunrobinensis* y *G. curviceps*. En los niveles basales de la Fm Cerro del Pez aparecen abundantes *T. tetrahedra* y escasas *G. amalthei*. En la Fm Barahona se registran numerosos rinconélidos, generalmente mal conservados, atribuidos a *T. subconcinna*, *T. dumbletonensis*, *Q. quadrata* y *Q. attenuata*. Las secuencias deposicionales establecidas por COMAS-RENGIFO *et al.* (1985) indican que el Pliensbachense Inferior incluye sedimentos de la zona interna de una plataforma epicontinental de tipo rampa. Por su parte, los materiales del Pliensbachense Superior evidencian un episodio de inundación de la rampa anterior con un aumento brusco de la profundidad, en un contexto general de una plataforma de tipo rampa homoclinal.

En la Rama Castellana se han estudiado los afloramientos de La Ventosa del Ducado, Renales y Turmiel. Representan los ambientes más someros de todos los estudiados. De forma general, en las dos primeras secciones están representados los materiales

del Pliensbachense Inferior y Superior, mientras que en Turmiel sólo afloran con buena exposición los del Pliensbachense Superior. En la Fm Cuevas Labradas de La Ventosa del Ducado y Renales el predominio de los carbonatos es notable. Las alternancias de calizas y dolomías constituyen potentes series de más de 100 m de espesor en las que el contenido fósil de braquiópodos y ammonoideos es muy escaso. En Renales, el primer nivel del Pliensbachense Inferior (Zona Jamesoni), contiene *T. ranina*. A partir de ahí no se ha encontrado ningún rinconélido hasta los niveles de calizas bioclásticas del Pliensbachense Superior, donde se han reconocido *T. dumbletonensis* y *Q. attenuata*. En La Ventosa del Ducado la diversidad es algo mayor que en Renales, no así la abundancia. En los cuatro primeros tramos del Pliensbachense Inferior se registran tres especies en tres niveles de calizas: *T. dunrobinensis*, *G. curviceps* y ?*S. cf. squamiplex*. Esta última únicamente se ha identificado en este afloramiento. En las formaciones Cerro del Pez y Barahona, asociadas a niveles bioclásticos, se han encontrado las especies *T. tetrahedra*, *T. subconcinna*, *T. dumbletonensis*, *G. muirwoodae* y *Q. attenuata*. Los ambientes de sedimentación en ambos afloramientos corresponden a una plataforma carbonática muy tendida, cuyos fondos estuvieron colonizados por organismos bentónicos indicadores de condiciones de salinidad normal.

En la sección de Turmiel sólo se han estudiado los materiales de las formaciones Cerro del Pez y Barahona. La máxima abundancia y diversidad de rinconélidos se localiza en esta última unidad, que corresponde a las zonas Margaritatus y Spinatum. La alternancia irregular de margas y margocalizas en Cerro del Pez se asocia con un contexto de plataforma carbonática de baja energía normalmente situada por debajo del nivel de base del oleaje, si bien podría estar afectada intermitentemente por corrientes inducidas por tempestades. La sedimentación en la Fm Barahona se caracteriza por una alta proporción de carbonatos en relación a las margas, organizándose la unidad en secuencias de somerización. El ambiente corresponde al de una rampa carbonática submareal de baja pendiente y escasa profundidad, sometida ocasionalmente a eventos de alta energía generados, como en la unidad anterior, por efecto de tormentas (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008).

### 8.3.3 Variaciones morfológicas en relación con las facies

Se ha observado que, en términos generales, para una misma especie existen ciertas variaciones morfológicas en función del tipo de facies en las que se encuentra. Como ya se ha mencionado en el capítulo 6, la variabilidad afecta en primer lugar al tamaño, de modo que los ejemplares adultos de menores dimensiones se localizan en términos generales en las secciones más septentrionales (Préjano y Muro de Aguas). Este gradiente latitudinal en relación al tamaño ha sido también observado por GARCÍA JORAL *et al.* (2011) en los braquiópodos del Pliensbachense Superior-Toarciense Inferior estudiados en diversas secciones de la Cordillera Ibérica, la Cuenca Vasco-

Cantábrica y Asturias. Las causas que condicionan estas diferencias dimensionales parecen estar relacionadas con la influencia ambiental (LAURIN, 1984, 1989; GARCÍA JORAL, 1986; GARCÍA JORAL *et al.*, 2011). De este modo, la disponibilidad de nutrientes, los aportes de detríticos finos, la energía del medio, su turbulencia, la salinidad, la temperatura del agua o la concentración de oxígeno son factores que influyen en las variaciones de la velocidad de crecimiento de los rinconélidos.

Asimismo, LAURIN & GARCÍA JORAL (1990) y GARCÍA *et al.* (1997) plantean la reducción de tamaño en términos de aparición de innovaciones morfológicas más o menos duraderas, de manera que tales novedades parecen ser la consecuencia del desarrollo de estrategias oportunistas de colonización del espacio unidas a heterocronías del crecimiento. A partir del estudio de dos especies del género *Homoeorhynchia* del Toarciense y Aalenense, los autores proponen que la disminución de talla se relaciona con una adquisición muy temprana del estado adulto (estrategia r) que coincidiría con unas determinadas condiciones del fondo marino (sustratos blandos, tasas de sedimentación elevadas y menor contenido en oxígeno).

Por su parte, ALMÉRAS & ELMÍ (1984, 1985, 1993) y ALMÉRAS & FAURÉ (1990, 2000) han relacionado la disminución de tamaño en los braquiópodos con la escasez de los recursos nutritivos, la reducción en el contenido de oxígeno y la sedimentación de terrígenos finos. Este último factor, que supone un aumento en la proporción de partículas en suspensión, puede ocasionar la obstrucción del sistema filtrador de alimentación de los braquiópodos y, por consiguiente, una ralentización en su crecimiento (CURRY, 1984).

Ya se ha mencionado el alto contenido en materia orgánica de las secciones de Préjano y Muro de Aguas. Este hecho podría explicar la disminución de tamaño observada como tendencia general en las especies de rinconélidos recogidas en las dos secciones más septentrionales, que se hace más patente en los ejemplares de la Zona Jamesoni de la sección de Préjano. Estas especies se registran mayoritariamente en los niveles margosos, cuya sedimentación implica la entrada de material de grano fino en esta área de la cuenca, si bien también aparecen en calizas y calizas bioclásticas de tonos oscuros que indicarían condiciones subóxicas. AGER (1987) propone que la capacidad de los rinconélidos para desenrollar el lofóforo y extenderlo más allá de los límites de la concha como si se tratara de un resorte, es muy ventajosa para la alimentación suspensívora en aguas turbias con fangos oscuros y sulfurosos, ya que se aumenta la superficie susceptible de atrapar partículas alimenticias del agua. Por su parte, GASPARD (1997) apoya esta hipótesis afirmando que el diseño y configuración del lofóforo hacen que algunos braquiópodos toleren mejor que otros los medios de mayor agitación y turbidez. Estos ambientes poco oxigenados y con cierto grado de turbidez no habrían constituido un obstáculo para el

desarrollo de poblaciones muy abundantes de rinconélidos, que posiblemente no alcanzaron grandes tallas por la escasez de nutrientes, aunque pudieron adaptarse razonablemente bien gracias a la posesión de un lofóforo capaz de estirarse con facilidad.

La costulación es también un carácter que presenta gran variabilidad en las especies estudiadas, si bien sólo en relación al número o a la densidad de costillas, siendo este último aspecto mucho más difícil de cuantificar. De hecho, los valores más altos de la desviación típica se han obtenido generalmente para el número de costillas en la valva dorsal debido a la escasa correlación entre este carácter y el resto de las variables consideradas. Se han identificado tres tipologías de costulación incluidas en las definidas por AGER (1956): *tetrahedra*, *dumbletonensis* y *quadrata* (figura 185). Dentro de estos tipos básicos el patrón morfológico se mantiene bastante constante en cada especie en relación a su grado de agudeza, redondez, elevación sobre la concha, etc., aunque también se han observado algunas particularidades. Por ejemplo, en varios ejemplares de *Q. attenuata* y *T. ranina* es relativamente frecuente que entre 1 y 2 costillas del pliegue no alcancen la comisura frontal. Las características del diseño de esta comisura tienen una gran influencia en términos morfofuncionales (RUDWICK, 1970): una indentación de trazado agudo y apretado tipo *quadrata* aumenta la superficie relativa de abertura de la concha, lo que permite la entrada y salida de flujos de agua sin que sea necesaria una gran separación de las valvas, de manera que este tipo de comisura actuaría como si se tratase de un filtro. Por el contrario, una indentación de mayor ángulo supone ciertas desventajas, ya que dificulta la selección de partículas favoreciendo la entrada de las de mayor tamaño. Este diseño podría haber resultado muy eficaz en las dos especies de *Quadratirhynchia*, asociadas generalmente a facies bioclásticas depositadas en ambientes de energía variable. Sin embargo, la coexistencia en el mismo tipo de ambiente de especies con diferentes tipos de comisura (por ejemplo, *Q. attenuata* y *T. dumbletonensis* en Turmiel, Sierra Palomera, La Ventosa del Ducado y Renales) podría indicar que probablemente ocupaban lugares diferenciados dentro del mismo contexto general: unos con mayor agitación y, en consecuencia, mayor exposición a la fracción grosera del sedimento, y otros algo más tranquilos o quizás más resguardados.

Otro carácter sobre el que se ha observado una elevada variabilidad es la altura del pliegue frontal. Desde un punto de vista funcional, la presencia de un pliegue elevado permite una separación más eficaz de las corrientes inhalantes y exhalantes, por lo que podría suponer una ventaja para los rinconélidos en medios de turbidez elevada. En el material estudiado, las especies con mayor desarrollo del pliegue son *T. ranina*, *T. tetrahedra*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata*. Generalmente aparecen en medios sedimentarios con un alto contenido en margas, como las formaciones Cerro del Pez (*T. tetrahedra*) y Turmiel (*Q. quadrata* y *Q. attenuata*), o bien en los niveles más

margosos de las unidades más calcáreas, como la Fm Cuevas Labradas (*T. ranina*) o la Fm Barahona (*Q. quadrata* y *Q. attenuata*). Asimismo, estas formas parecen ser más frecuentes en las áreas más someras de la plataforma, de modo que el fuerte desarrollo del pliegue en la vertical podría estar relacionado con una mayor turbulencia del medio. En el Pliensbachiense Superior de las secciones del Sector Septentrional (Préjano, Muro de Aguas y Castrovido), donde la tendencia observada apunta en general a un menor tamaño de los ejemplares, no se ha encontrado ninguna especie de *Quadratrirhynchia*.

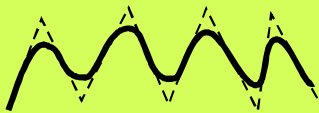
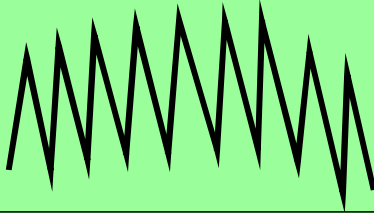
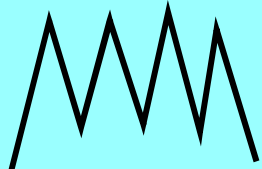
<p><b>Tipo <i>dumbletonensis</i></b></p> 		<p><b>Tipo <i>quadrata</i></b></p> 	
<p><i>Tetrarhynchia dumbletonensis</i> <i>Gibbirhynchia cantabrica</i></p>		<p><i>Quadratrirhynchia quadrata</i> <i>Quadratrirhynchia attenuata</i></p>	
<p><i>Cirpa briseis</i> <i>Furcirhynchia furcata</i> <i>Squamirhynchia squamiplex</i> <i>Gibbirhynchia curviceps</i> <i>Gibbirhynchia amalthei</i></p>	<p><b>Tipo <i>tetrahedra</i></b></p> 	<p><i>Gibbirhynchia muirwoodae</i> <i>Tetrarhynchia dunrobinensis</i> <i>Tetrarhynchia ranina</i> <i>Tetrarhynchia tetrahedra</i> <i>Tetrarhynchia subconcinna</i></p>	

Figura 185. Tipos de costulación referidos a la comisura frontal identificados en las especies estudiadas.

En términos generales y considerando la progresiva disminución de la profundidad desde las secciones más septentrionales hasta las más meridionales, se podrían reconocer las siguientes asociaciones de rinconélidos en función de los caracteres morfológicos que presentan mayor variabilidad:

- Formas de pequeño tamaño, alta densidad de costulación y pliegue poco marcado, asociadas a ambientes subóxicos de relativa profundidad y salinidad normal, que son muy abundantes en las secciones de Préjano, Muro de Aguas, Castrovido y Talveila (a excepción de *C. cf. briseis* y *F. furcata*, cuya representación hasta el momento es puntual en la sección de Castrovido). Están dominadas por las especies *T. dunrobinensis*, *G. curviceps*, *T. ranina* (con escaso desarrollo del pliegue para la especie), *C. cf. briseis*, *F. furcata*, *G. amalthei* y *G. muirwoodae*.



- Formas de tamaño medio con pliegue relativamente elevado asociadas a ambientes algo menos profundos y bien oxigenados, de salinidad normal. En las secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2 y Sierra Palomera son muy abundantes las especies *T. dunrobinensis*, *G. curviceps*, *T. ranina* y *G. cantabrica*, moderadamente abundantes *T. tetrahedra*, *T. subconcinna*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata* y muy escasas *G. amalthei* y *G. muirwoodae*.
- Formas de mayor tamaño con fuerte desarrollo del pliegue, baja densidad de costulación y costillas marcadas que se asocian con ambientes poco profundos de salinidad normal y bien oxigenados. Las formas más abundantes son *T. ranina*, *T. subconcinna*, *T. dumbletonensis*, *T. tetrahedra*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata*, estando presentes en baja proporción *S. cf. squamiplex*, *G. muirwoodae* y *G. amalthei*.

Por consiguiente, parece que *T. dunrobinensis* y *G. curviceps* fueron formas bastante generalistas que no necesitaron grandes requerimientos ecológicos para asegurar su supervivencia, adaptándose a ambientes de profundidad y energía variables. Por su parte, *G. amalthei* y *G. muirwoodae* son, en general, formas de tamaño pequeño muy abundantes en las áreas más profundas y menos oxigenadas de la plataforma (Sector Septentrional), que están representadas esporádicamente en medios más someros y con una mayor agitación de las aguas. Las especies de perfil lateral cinocéfalo y tamaño mayor que las anteriores, como *T. ranina*, *T. tetrahedra*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata* son mucho más numerosas en ambientes de menor batimetría y probablemente más agitados, por lo que el fuerte desarrollo del pliegue frontal podría haber favorecido la separación de las corrientes exhalantes e inhalantes necesarias para la alimentación y la respiración.

Para terminar, parece necesario insistir en que las interpretaciones paleoecológicas son siempre complejas de establecer. Definir las relaciones entre la morfología y las condiciones ambientales para plantear hipótesis acerca del modo de vida de las formas fósiles es un análisis no desprovisto de cierto carácter especulativo que es necesario considerar.

## 9. PALEOBIOGEOGRAFÍA

---

### 9.1 INTRODUCCIÓN

La paleobiogeografía se ocupa del estudio de la distribución de los taxones fósiles en un ámbito espacio-temporal. Esta disposición por áreas geográficas depende de factores ecológicos o geográficos que condicionan la repartición de las faunas, limitando o favoreciendo su distribución.

En estudios sobre organismos actuales, los zoogeógrafos valoran el contexto ecológico utilizando modelos geográficos de distribución que permiten inferir el papel de factores físico-químicos tales como la temperatura, la profundidad, la concentración de O<sub>2</sub>, el pH o la luz; sin embargo, en los estudios paleobiogeográficos es necesario tener en cuenta, en la medida de lo posible, la historia filogenética de los taxones implicados en términos de sucesiones paleoecológicas, así como la naturaleza del registro fósil y sedimentario (procesos tafonómicos, existencia de hiatos, etc.; ARIAS & WHATLEY, 2005; ARIAS, 2006).

En el caso de los braquiópodos, las áreas de influencia en su distribución dependen de condicionamientos geográficos y ambientales, ya que el modo de vida bentónico de

este grupo de invertebrados, así como las características de su desarrollo larvario -con larvas lecitotróficas de vida pelágica corta y capacidad de dispersión de hasta un máximo de 100 km (STRATHMAN, 1980)- hacen que sus posibilidades de expansión en los fondos marinos sean reducidas. Tras el evento de extinción del límite Triásico-Jurásico que afectó a numerosos grupos de organismos bentónicos, entre ellos a los braquiópodos, se observa a escala mundial un incremento gradual de la diversidad de este grupo durante el Jurásico Inferior: mientras que en el Hettangiense la diversidad de las braquiofaunas era baja en el Tethys occidental, se constata un aumento notable a partir del Sinemuriense (VÖRÖS, 1993a). En este capítulo se pretende realizar una aproximación al conocimiento de la distribución de los géneros estudiados a partir de su registro en otras áreas del Tethys occidental durante el Pliensbachense.

## 9.2 MARCO PALEOGEOGRÁFICO

El Jurásico Inferior se caracteriza por el desarrollo de un extenso mar epicontinental que cubría por completo la parte O del actual continente europeo. En las cuencas del N y centro de Europa occidental se produjo una importante transgresión del Tethys, lo que originó el establecimiento de plataformas someras muy extensas que ocupaban el SO de Alemania, la Cuenca de París, el Mar de Irlanda, el Mar del Norte, el N de Alemania, Dinamarca y la región NE del Macizo Ibérico en la Península Ibérica (ZIEGLER, 1988, 1991, 1992).

ZIEGLER (1988) estableció, a partir del estudio de las facies, tres provincias paleogeográficas en el ámbito de Europa: Báltica y Polónica, con ambiente continental y de estuario; Mar del Norte y Alemania del norte, con una plataforma marina de aguas cálidas que se extendía desde Noruega y Groenlandia hasta las Highlands escocesas; y la provincia del SO de Europa, con una plataforma comprendida desde el SO de los macizos Bohémico-Rhenia-Londres-Brabante hasta el eje del macizo irlandés.

Las reconstrucciones paleogeográficas realizadas para las costas occidentales del Tethys presentan un conjunto de áreas más o menos someras que se prolongan desde la Península Ibérica hasta la placa de Apulia (Cuenca Lusitánica, plataforma de Baleares, plataforma subbética, bloque de Córcega y Cerdeña, dominio briaçonnais y Alto Atlas), así como una cuenca oceánica estrecha y profunda que constituye el mar de Tethys en sentido estricto (BASSOULLET *et al.*, 1993). En este contexto, el intercambio faunístico entre las cuencas europeas habría podido tener lugar por el establecimiento de conexiones derivadas de la tectónica global y de las consecuentes fluctuaciones del nivel del mar (HALLAM, 1983, 1984).

### 9.3 DOMINIOS PALEOBIOGEOGRÁFICOS

AGER (1967b) definió el primer mapa de distribución espacial de las braquiofaunas europeas del Jurásico Inferior, diferenciando dos dominios paleobiogeográficos<sup>8</sup> delimitados por la presencia de braquiópodos excluyentes entre sí. Un área septentrional caracterizada por la presencia de rinconélidos cinocéfalos, zeilléridos indentados y espriferínidos costulados y otra más meridional, con formas típicas del Tethys (zeilléridos axiniformes y rinconélidos surcados).

Esta diferenciación en dos dominios paleobiogeográficos es recogida en trabajos posteriores (VÖRÖS, 1977, 1987, 1993b; PROSOROVSKAYA & VÖRÖS, 1988). Tal y como sintetiza MANCEÑO (2002), el primer dominio ha sido denominado Provincia Europea y se extiende desde el Reino Unido a través del S de Alemania, la cuenca del Ródano, Serbia-Rumania y el S de los Cárpatos hasta Anatolia. Se caracteriza por la presencia de especies pertenecientes a los géneros *Tetrahynchia*, *Gibbirhynchia*, *Lobothyris*, *Zeilleria* y *Aulacothyris*. El otro ha recibido el nombre de Provincia Alpina o Mediterránea e incluye los Alpes, los Apeninos, la Cordillera Transdanubiana en Hungría, las Béticas, Sicilia y Grecia, y está representado por especies incluidas en los géneros *Pisirhynchia*, *Apringia*, *Linguithyris*, *Phymatothyris* y *Securithyris*.

En la Provincia Europea (o Provincia del NO de Europa), DELANCE (1972, 1974a) estableció una unidad Celto-Suaba y una subunidad de “fauna española” que se extiende durante el Pliensbachense y el Toarciense desde Portugal hasta Provenza a través de la Cordillera Ibérica, Cataluña, Pirineos y Baleares, llegando a alcanzar el área de Marruecos-Túnez. Esta subunidad se caracteriza por la presencia de especies de los géneros *Telothyris*, *Plesiothyris*, *Nannyrhynchia*, *Soaresirhynchia* y *Sphaeroidothyris* (ALMÉRAS & MOULAN, 1982; FAURÉ, 1984; ALMÉRAS & FAURÉ, 1990; ELMI *et al.*, 1991; ALMÉRAS *et al.*, 1996). De forma similar, la Provincia Mediterránea se ha subdividido en dos subprovincias (VÖRÖS, 1987, 1994): una denominada Cárpato-Siciliana, con predominio de *Cirpa* y *Tetrahynchia* y espriferínidos costulados, y otra Apenino-Transdanubiana, caracterizada por la presencia de *Apringia*, *Securithyris* y espriferínidos lisos.

La existencia de este provincialismo faunístico en el Jurásico Inferior ha sido atribuida por AGER (1967b) a variaciones batimétricas, de tal modo que las asociaciones de braquiópodos boreales serían típicas de zonas someras y las mediterráneas estarían asociadas a zonas de mayor profundidad. Para explicar esta diferenciación de faunas AGER (1971) establece tres tendencias principales: una en la que se consideran las

<sup>8</sup> Ver en WESTERMANN (2000a) su completa discusión sobre la definición y clasificación de las unidades biogeográficas (biocoremas) y su propuesta de unificación para la nomenclatura, y en WESTERMANN (2000b) la revisión de los términos empleados en la descripción de los dominios paleobiogeográficos establecidos para el Mesozoico marino.

variaciones batimétricas; otra que propugna la presencia de barreras geográficas, y una tercera que busca las causas del provincialismo en modificaciones de las características del fondo marino. Sea como fuere, es difícil sostener que el provincialismo en el Jurásico Inferior responda a uno solo de estos factores sin considerar la influencia de otros, como las variaciones en la salinidad o en la temperatura oceánica. En relación con este último factor, cabe esperar que el mar poco profundo del O del Tethys estuviera sometido a variaciones térmicas producidas por la influencia estacional asociada con la proximidad al continente. En trabajos posteriores (por ejemplo, VÖRÖS, 1973, 1977, 1984, 1987) se ha propuesto la existencia de un microcontinente mediterráneo aislado del resto por amplias extensiones marinas de elevada profundidad que actuarían como barreras y podrían explicar la distribución de braquiópodos en la Provincia Mediterránea, que presenta algunos taxones comunes con la Europea y prácticamente ninguno con África. Según sus conclusiones, en este microcontinente, desgajado de la plataforma europea en el Triásico Medio, las braquiofaunas evolucionaron en paralelo dando lugar a linajes independientes. Asimismo, ELMÍ *et al.* (1982) y ALMÉRAS & ELMÍ (1984, 1993) postulan que la distribución de las asociaciones de braquiópodos en el Tethys occidental está condicionada por la existencia de diversos paleoambientes dependientes de la topografía submarina. La fisiografía de los fondos oceánicos, variable en el tiempo, depende de las condiciones paleogeográficas, que a su vez están inducidas por variaciones eustáticas relacionadas con movimientos tectónicos producidos a escala local.

#### 9.4 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS ASOCIACIONES

En el contexto de la Cordillera Ibérica, la reconstrucción paleogeográfica durante la sedimentación de la Fm Cuevas Labradas indica la existencia de una plataforma abierta hacia el N y compartimentada por un conjunto de fallas de orientación NE y NO que determinan parcialmente la distribución de espesores (GÓMEZ & GOY, 2002, 2004). Durante este intervalo se depositaron fundamentalmente dolomías en un medio marino muy somero. El primer registro de rinconélidos en las secciones estudiadas en esta Tesis Doctoral se produce en el Sinemuriense y se localiza en el borde occidental de la cuenca (sección de Talveila), con la presencia de *T. dunrobinensis*.

A comienzos del Pliensbachense Inferior, la plataforma epicontinental se ha extendido hacia el S de la actual Cordillera Ibérica. En el Sector Septentrional de la cuenca la sedimentación mantiene su carácter dolomítico, mientras que en la parte oriental (Rama Aragonesa, sección de Almonacid de la Cuba) se depositan alternancias de calizas y margas en una plataforma externa restringida, que se organizan en secuencias de somerización y profundización. En algunos puntos de la parte central de

la Cordillera Ibérica (Rama Castellana, sección de La Ventosa del Ducado) se encuentran facies canalizadas con asociaciones de *G. curviceps* y ?*S. cf. squamiplex*. Durante este intervalo temporal -que abarca las cronozonas Jamesoni a Davoei- se registran las especies *T. dunrobinensis*, *G. curviceps*, *T. ranina* y *G. amalthei* tanto en la parte norte de la cuenca como en la región central y en las secciones más meridionales (Sierra Palomera). En el borde NO de la plataforma (sección de Castrovido) se encuentra la especie *C. cf. briseis* en un par de niveles de la Cronozona Davoei. *T. tetrahedra* también se ha identificado por primera vez en la parte final del Pliensbachense Inferior, aunque sólo se ha encontrado en esta posición en el Sector Septentrional (sección de Préjano). Si bien estas asociaciones son típicas de la Provincia Europea, algunas especies, como *G. curviceps*, tienen una distribución espacial muy amplia y su alto grado de cosmopolitismo posibilita que estén presentes también en cuencas con un marcado carácter mediterráneo. Por el contrario, en la cuenca de Asturias son muy abundantes en este mismo intervalo temporal especies de los géneros *Piarorhynchia*, *Rimirhynchia* y *Cuneirhynchia* definidos por BUCKMAN (1918), que no son frecuentes, hasta el momento, en el ámbito de la Cordillera Ibérica.

A comienzos del Pliensbachense Superior se detecta un aumento de la diversidad en las asociaciones de rinconélidos. La situación de plataforma abierta que se generalizó en este momento permitió el desarrollo de un gran número de especies, muchas de ellas comunes con Reino Unido y Centroeuropa. La fase transgresiva, representada por la Fm Cerro del Pez, supone un momento de inundación de la plataforma con el consiguiente aumento de profundidad al comienzo del Pliensbachense Superior, que afecta sobre todo a las áreas más septentrionales y orientales de la cuenca, donde se encuentra una mayor diversificación de las formas. En relación con el registro de rinconélidos, en la Cronozona Margaritatus encontramos *T. tetrahedra* en los tres sectores de la Cordillera Ibérica; *T. dumbletonensis* en la Rama Castellana; *T. subconcinna* y *G. amalthei* en las ramas Aragonesa y Castellana, aunque esta última especie es mucho más abundante en el Sector Septentrional, donde está presente en todas las secciones estudiadas; *G. muirwoodae*, en la Rama Aragonesa y en todos los afloramientos del N de la cuenca, con excepción de Talveila; *Q. quadrata* en la Rama Aragonesa, donde es especialmente abundante en la sección de Sierra Palomera, y en la Castellana; y, por último, *F. furcata*, que sólo se registra en la localidad de Castrovido. Por consiguiente, las dos especies de *Gibbirhynchia*, *G. amalthei* y *G. muirwoodae* parecen estar asociadas a las facies margosas más septentrionales de la cuenca, *Q. quadrata*, *T. dumbletonensis* y *T. subconcinna* se encuentran en el área central y meridional de la Ibérica, mientras que *T. tetrahedra* aparece en la práctica totalidad de los cortes estudiados, y *F. furcata* se restringe a las facies carbonáticas de la sección de Castrovido. Todas las especies registradas en la Cronozona Margaritatus están presentes en mayor o menor medida en las cuencas europeas, con excepción de *T. subconcinna* (figura 186).

El final del Pliensbachense Superior viene marcado por una etapa regresiva representada por la Fm Barahona en la que la sedimentación se caracteriza por el depósito de carbonatos en una plataforma somera. La diversidad faunística es también muy elevada en este intervalo temporal, no siendo así su distribución espacial. Algunas formas como *Q. quadrata* se conocen en Europa occidental, Argelia y Marruecos. Otras, como *Q. attenuata*, están más restringidas geográficamente, dado que sólo se han localizado en Reino Unido, España y el S de Francia. Una situación similar se produce con *G. cantabrica*, citada hasta el momento en la cornisa cantábrica y, probablemente, en el borde S del Macizo Armoricano francés. *T. dumbletonensis* y *T. subconcinna* se reconocen en las ramas Castellana y Aragonesa, estando ausentes en el sector N de la cuenca. Las dos especies de *Quadratrhyndia* identificadas (*Q. quadrata* y *Q. attenuata*) se registran en la parte central y oriental de la Cordillera Ibérica, habiéndose encontrado *Q. attenuata* en las tres localidades estudiadas de la Rama Castellana y *Q. quadrata* también en Turmiel; en la Rama Aragonesa se han reconocido las dos especies de *Quadratrhyndia* en Sierra Palomera y Almonacid de la Cuba 2, mientras que en la Cronozona Spinatum de Almonacid de la Cuba 1 y 2 se ha detectado la presencia de *Q. quadrata* y *G. cantabrica*. Hasta el momento, *Q. quadrata* y *Q. attenuata* no se han encontrado en el Pliensbachense Superior del Sector Septentrional. Del mismo modo, *G. cantabrica* se restringe exclusivamente a dos de las secciones estudiadas en la Rama Aragonesa (Almonacid de la Cuba 1 y 2). Durante la Cronozona Spinatum comienza a diferenciarse la “Facies española” de CHOFFAT (1880) o Bioprovincia española<sup>9</sup> (GARCÍA JORAL & GOY, 1984, 2000; GOY *et al.*, 1984), que alcanza su máxima extensión durante las zonas Serpentinus y Bifrons del Toarciense Inferior con la presencia de braquiofaunas de carácter endémico y baja diversidad, extendiéndose por Cataluña, SE de Francia, Portugal, Atlas Medio de Marruecos y Argelia (GARCÍA JORAL & GOY, 2000, 2004).

Comparando las especies de rinconélidos presentes en la Cordillera Ibérica con las de otras cuencas españolas de la misma edad, encontramos que las únicas comunes con los afloramientos del Subbético Oriental son *C. cf. briseis*, *G. curviceps* y *T. dumbletonensis*. Las asociaciones de braquiópodos del Subbético para el intervalo Sinemuriense Superior-Pliensbachense basal (zonas Raricostatum-Aenigmaticum) muestran un fuerte carácter endémico y bastante similitud con la Provincia Mediterránea (BAEZA-CARRATALÁ, 2008). Sin embargo, en otras cuencas españolas, como por ejemplo la asturiana (COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008), el número de especies comunes con la Cordillera Ibérica es muy elevado. En ambas cuencas se han reconocido todas las especies estudiadas en este trabajo con excepción de *F. furcata*, *Q. attenuata* y *T. subconcinna* (ver figura 186).

---

<sup>9</sup> Este dominio paleogeográfico también ha recibido los nombres de *Iberian* (AGER, 1986; AGER & SUN, 1989; MANCENIDO, 2002) e *Ibero-pirenaico* (ALMÉRAS & ELMÍ, 1993; ALMÉRAS *et al.*, 1996, 1997; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000; ALMÉRAS & BECAUD, 2002 y ALMÉRAS *et al.*, 2010).

	C. cf. briseis	F. furcata	S. squamiplex	T. dunrobinensis	T. ranina	T. tetrahedra	T. dumbletonensis	T. subconcinna	Q. quadrata	Q. attenuata	G. curviceps	G. amalthei	G. muirwoodae	G. cantabrica
Bulgaria														
Reino Unido														
Macizo Armoricano (FR)														
Cuenca asturiana														
Francia														
Hungría														
Alpes septentrionales														
Pirineos centrales														
Pirineos meridionales														
Pirineos de Languedoc														
Pirineos vascos														
Portugal														
Subbético oriental														
Marruecos														
Argelia occidental														

Figura 186. Presencia en otras cuencas pliembachienses de las especies de rinconélidos estudiadas. Datos obtenidos a partir de los trabajos de TCHOUMATCHENCO, 1996 (Bulgaria); AGER, 1977 (Reino Unido); ALMÉRAS *et al.*, 2010 (Macizo Armoricano francés); COMAS-RENGIFO *et al.*, 2008 (Cuenca asturiana); ALMÉRAS *et al.*, 1997 (Francia, dominio del N del Tethys); VÖRÖS, 2009 (Hungría); SIBLIK, 2002 (Alpes calcáreos septentrionales, Austria); ALMÉRAS & FAURÉ, 2000 (Pirineos franco-españoles); MOUTERDE, ROCHA & RUGET, 1971; MOUTERDE, DOMMERGUES & ROCHA, 1983 (Portugal); BAEZA-CARRATALÁ, 2008 (Subbético oriental); TERMIER & DUBAR, 1940; DUBAR, 1949 (Marruecos) y ALMÉRAS *et al.*, 2007 (Argelia occidental).

Por lo que se refiere a las similitudes con otras áreas europeas, los taxones registrados muestran bastantes elementos comunes con la zona de los Pirineos de Languedoc (10 de las 14 especies reconocidas en el Pliembachiense de la Cordillera Ibérica). Esta región constituye una zona de influencia de braquiópodos de tipo “ibérico” durante el comienzo del Pliembachiense, representada fundamentalmente por la presencia de *Cuersithyris* en la Zona Jamesoni y *Lobothyris* en la Zona Ibx (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). Asimismo, *T. dumbletonensis* y *Q. quadrata*, cuyo registro se sitúa en la parte final del Pliembachiense Superior, son especies que muestran afinidades con la Provincia del NO de Europa, si bien se han citado también en plataformas del SO del Mediterráneo, como Argelia y Marruecos. En las cuencas del Reino Unido, Bulgaria, Francia y Alpes austriacos septentrionales se registran también formas comunes con la Cordillera Ibérica. VÖRÖS (1984) considera el área de los Alpes calcáreos septentrionales como una zona de características intermedias entre la Provincia Mediterránea y la del NO de Europa.



La distribución paleobiogeográfica de los géneros de rinconélidos estudiados puede verse en la figura 187. Durante el Pliensbachiense existen muchos taxones comunes con las plataformas del S de Europa, así como con áreas más alejadas como Reino Unido, Hungría o incluso Bulgaria. Hay coincidencia también de algunas formas en el N de África, como *G. curviceps* y *Q. quadrata* en Marruecos, presentes asimismo en Argelia occidental, además de *C. cf. briseis*, *T. dumbletonensis* y *G. amalthei*. En el Pliensbachiense Inferior los géneros *Gibbierhynchia* y *Tetrarhynchia* parecen ser especialmente abundantes en las plataformas occidentales del Tethys, en Centroeuropa y en algunas áreas del N de África. La dispersión geográfica entre áreas tan distantes indica la existencia de algún tipo de conexión entre estas regiones. ALMÉRAS & ELMÍ (1984) sugirieron que los desplazamientos de las faunas de braquiópodos se realizaron durante el Jurásico bordeando las masas continentales emergidas.

El estudio de las asociaciones de otros grupos de invertebrados, como ostrácodos y ammonoideos, ha permitido el establecimiento de posibles rutas migratorias que las formas pliensbachienses del Tethys podrían haber seguido a través de la parte más meridional del mar epicontinental (DOMMERGUES, 1982; ENAY & MANGOLD, 1982; CARIOU *et al.*, 1985; DOMMERGUES, 1987; DOMMERGUES & MEISTER, 1990, 1991; MEISTER & STAMPFLY, 2000; ARIAS & WHATLEY, 2004; ARIAS, 2007). Las plataformas carbonáticas del Hettangiense (Alto Atlas, Atlas Medio, Macizo de Marruecos, Subbético y Apeninos) comenzaron a fragmentarse a finales del Sinemuriense. Desde el Sinemuriense Superior hasta el Pliensbachiense Inferior tuvo lugar una transgresión que se extendió a lo largo de estas plataformas, lo que permitió el desarrollo de nuevas rutas de acceso (ALMÉRAS & MOULAN, 1982; ALMÉRAS & ELMÍ, 1987, 1993; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000). Los patrones de migración de los ostrácodos se explican en el contexto de la influencia de la circulación oceánica en el mar epicontinental del oeste del Tethys y sus variaciones, a consecuencia de los cambios paleogeográficos y paleoambientales (ARIAS, 2007). La migración de braquiópodos entre las provincias Mediterránea y del NO de Europa se debe probablemente a las mismas causas: movimientos tectónicos y variaciones en el sistema de circulación de las corrientes oceánicas (VÖRÖS, 1993b).

Si bien el registro sedimentológico indica que el clima durante el Jurásico Inferior debió ser más cálido que en la actualidad, también se produjeron episodios de enfriamiento en el Tethys por la entrada de corrientes de aguas frías desde el Ártico al Tethys a través del denominado Estrecho Vikingo (POULTON & CALLOMON, 1977; CALLOMON, 1979) o Paso de Laurasia (BJERRUM *et al.*, 2001) durante el Pliensbachiense Superior (BAILEY *et al.*, 2003; ROSALES *et al.*, 2004; ARIAS, 2007). Asimismo, las corrientes que atravesaron el Estrecho Vikingo en dirección S obstaculizaron o impidieron el

desplazamiento de los braquiópodos desde las plataformas epicontinentales del W del Tethys hacia las aguas más frías del Ártico (GARCÍA JORAL *et al.*, 2011).

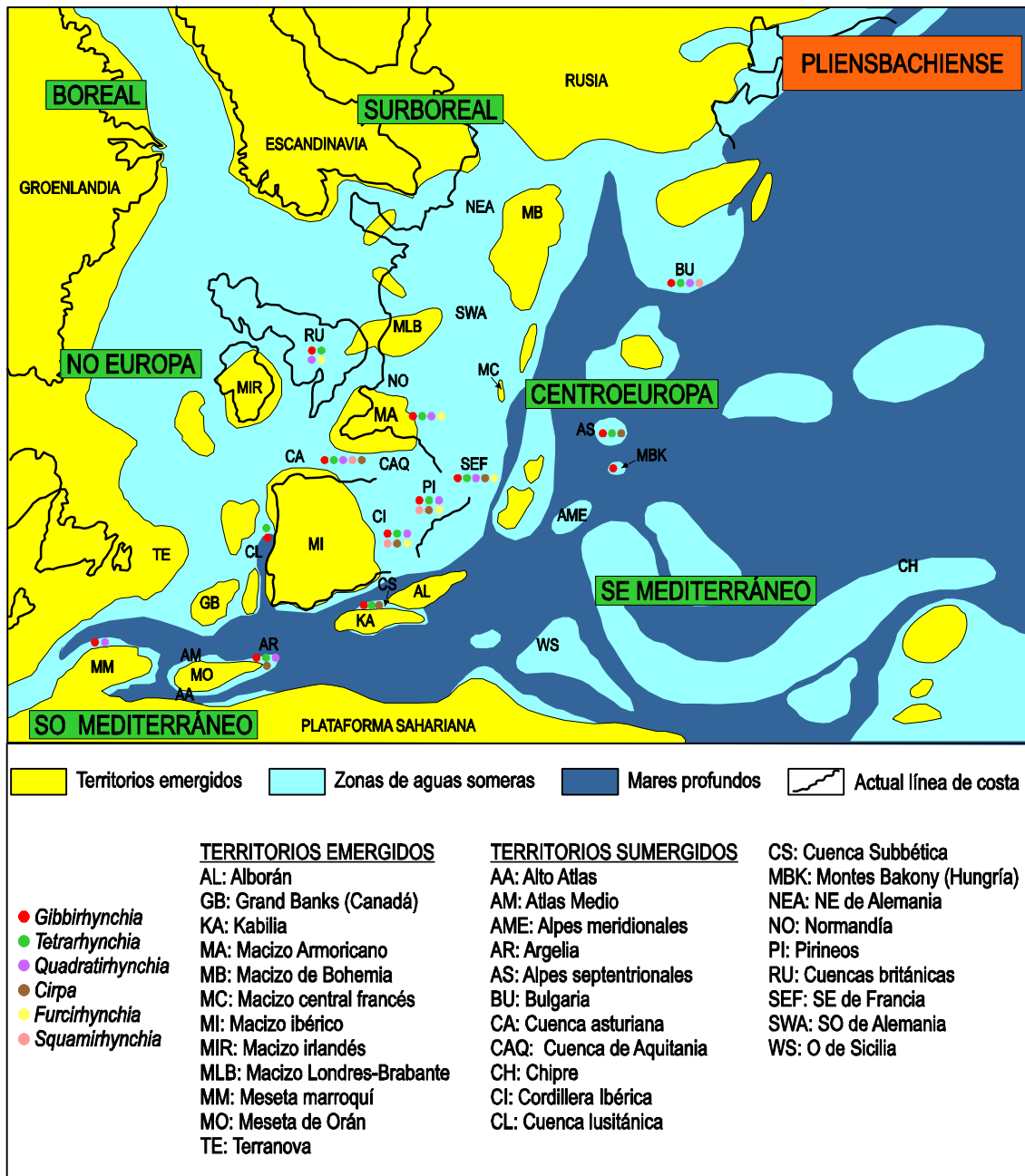


Figura 187. Distribución paleogeográfica de los géneros de rinconélidos estudiados en el Pliensbachense del Tethys occidental (paleomapa modificado de ZIEGLER, 1988; BASSOULLET *et al.*, 1993 y DERA *et al.*, 2009).

Por consiguiente, los movimientos de las braquiofaunas están controlados en buena medida por barreras geográficas originadas por la evolución de las plataformas carbonáticas del Mediterráneo occidental. Su existencia impide o dificulta los intercambios faunísticos, lo que favorece el provincialismo debido al aislamiento (ELMI

*et al.*, 1982; ALMÉRAS & ELMÍ, 1984). A su vez, las comunidades bentónicas del área occidental del Tethys han evolucionado en diversos paleoambientes condicionados por la fisiografía de los fondos oceánicos, dependiente de los cambios eustáticos relacionados con la tectónica local (ALMÉRAS & ELMÍ, 1993), así como por factores latitudinales y de temperatura del agua (GARCÍA JORAL *et al.*, 2011).

En un contexto global, se ha detectado la presencia de algunos de estos géneros plienschbachenses en regiones muy alejadas de Europa. Taxones con fuertes afinidades europeas, como por ejemplo *Tetrarhynchia* y *Quadratrhyrachia*, se han reconocido en los Andes (MANCENIDO, 1990, 2002; MANCENIDO & DAGYS, 1992). Esta dispersión de braquiofaunas en áreas tan separadas geográficamente parece reflejar la existencia de una conexión marina poco profunda a través de un estrecho mar denominado Corredor Hispánico (SMITH, 1983), cuya apertura podría haberse iniciado en el Jurásico Inferior. Los datos paleontológicos sugieren que con anterioridad a la apertura del Atlántico existió una conexión entre el margen O del Tethys y el E de la Panthalasa o Protopacífico a través de Centroamérica que permitió la dispersión de organismos marinos y que estuvo controlada por la actividad tectónica y las variaciones eustáticas del nivel del mar (HALLAM, 1983; SMITH & TIPPER, 1986; SMITH *et al.*, 1990; WESTERMANN, 1993; STANLEY, 1994).

Es probable que durante el Hettangiense y el Sinemuriense el área del futuro Corredor Hispánico actuase como una barrera muy eficaz para la dispersión de los organismos. Los datos paleontológicos basados en el intercambio faunístico de distintos grupos de invertebrados sugieren que el Corredor Hispánico se abrió por primera vez -aunque de forma intermitente- durante el Plienschbachense, produciendo un efecto de filtro hasta el Toarciense, lo que ocasionó una restricción en los movimientos de dispersión de las faunas marinas entre la parte oriental del Pacífico y la occidental del Tethys (ABERHAN, 2001).

Por su parte, MANCENIDO (2002) propone diversos mecanismos para explicar los movimientos migratorios a gran escala de los braquiópodos, que se ven favorecidos por el desarrollo de pasos adecuados como el mencionado Corredor Hispánico, así como por el incremento global del nivel del mar. A la inversa, tales intercambios se ven retardados por el aislamiento de las faunas provocado, bien por el desarrollo de barreras geográficas u océanos profundos, bien por el descenso del nivel del mar.

En el ámbito paleogeográfico del Tethys occidental, las faunas de braquiópodos del Plienschbachense Inferior muestran un cierto carácter local entre las regiones meridionales y septentrionales, aunque algunas formas como *G. curviceps* presentan una distribución geográfica muy extensa derivada de su alto grado de cosmopolitismo. A partir del Plienschbachense Superior se produce una cierta homogeneización general,

con la presencia de numerosas especies comunes en el Tethys occidental y en Centroeuropa (*T. tetrahedra*, *T. dumbletonensis* o *G. amalthei*). Aun así, se detectan algunas peculiaridades, como la presencia de *Q. quadrata*, definida en la Zona Spinatum del Reino Unido que también se conoce en el dominio mediterráneo (Argelia y Marruecos), o *T. dumbletonensis*, presente en Argelia occidental.

En definitiva, la mayor parte de los rinconélidos reconocidos en el Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica presentan una distribución geográfica muy amplia y muestran claras similitudes con las asociaciones definidas en el NO del Tethys, siendo por tanto taxones característicos de la Provincia Noroeste de Europa. En concreto, el género *Tetrarhynchia* y la especie *G. curviceps* son considerados formas representativas de esta provincia por VÖRÖS (1993b). *Furcirhynchia* se localiza en Francia y Reino Unido y constituye una forma claramente extra-alpina (AGER, 1958) que sin embargo es muy poco abundante en la Cordillera Ibérica y no se conoce hasta el momento en la cuenca asturiana. Por su parte, *C. briseis* es un taxón característico de la Provincia Mediterránea que pudo alcanzar plataformas más septentrionales, como la ibérica o la asturiana, durante el episodio transgresivo del tránsito entre las cronozonas Davoei y Margaritatus (COMAS-RENGIFO & GOY, 2010).



## 10. CONCLUSIONES

---

### CONCLUSIONES SISTEMÁTICAS

1) En esta Tesis Doctoral se han descrito y figurado las especies de rinconélidos reconocidas en los materiales del Pliensbachense pertenecientes a diez secciones representativas de tres de los sectores en los que se divide la Cordillera Ibérica: Sector Septentrional (secciones de Castrovido, Préjano, Muro de Aguas y Talveila), Rama Castellana (secciones de La Ventosa del Ducado, Renales y Turmiel) y Rama Aragonesa (secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2 y Sierra Palomera). Se han estudiado 3.615 ejemplares que han sido asignados a seis géneros y catorce especies de la siguiente manera:

Filo BRACHIOPODA DUMÉRIL, 1806

Subfilo RHYNCHONELLIFORMEA WILLIAMS, CARLSON, BRUNTON, HOLMER & POPOV, 1996

Clase RHYNCHONELLATA WILLIAMS, CARLSON, BRUNTON, HOLMER & POPOV, 1996

Orden RHYNCHONELLIDA Kuhn, 1949

Superfamilia WELLERELLOIDEA LICHAREW, 1956

Familia WELLERELLIDAE LICHAREW *in* RZHONSNITSKAYA, 1956

- Subfamilia CIRPINAЕ AGER, 1965
  - Género *Cirpa* DE GREGORIO, 1930
    - Cirpa* cf. *briseis* (GEMMELLARO, 1874)
- Superfamilia RHYNCHONELLOIDEA d'ORBIGNY, 1847
  - Subfamilia DAVANIRHYNCHIIINAE OVCHARENKO, 1983
    - Género *Furcirhynchia* BUCKMAN, 1918
      - Furcirhynchia furcata* BUCKMAN, 1918
- Superfamilia HEMITHIRIDOIDEA RZHONSNITSKAIA, 1956
  - Familia CYCLOTHYRIDIDAE MAKRIDIN, 1955
    - Subfamilia CYCLOTHYRIDINAE MAKRIDIN, 1955
      - Género ?*Squamirhynchia* BUCKMAN, 1918
        - ?*Squamirhynchia* cf. *squamiplex* (QUENSTEDT, 1871)
  - Familia TETRARHYNCHIIDAE AGER, 1965
    - Subfamilia TETRARHYNCHIIINAE AGER, 1965
      - Género *Tetrarhynchia* BUCKMAN, 1918
        - Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER, 1917)
        - Tetrarhynchia ranina* (SUESS, 1861)
        - Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY, 1812)
        - Tetrarhynchia dumbletonensis* (DAVIDSON, 1878)
        - Tetrarhynchia subconcinna* (DAVIDSON, 1852)
      - Género *Quadratirhynchia* BUCKMAN, 1918
        - Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN, 1918
        - Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR, 1931)
  - Subfamilia GIBBIRHYNCHIIINAE MANCENIDO & OWEN, 2002
    - Género *Gibbirhynchia* BUCKMAN, 1918
      - Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852)
      - Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT, 1852)
      - Gibbirhynchia muirwoodae* AGER, 1954
      - Gibbirhynchia cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY, 2009

2) Se han reconocido por primera vez las especies *Cirpa* cf. *briseis* y *Furcirhynchia furcata* en la Cordillera Ibérica.

3) A partir de la realización de secciones seriadas, se han estudiado, descrito y figurado por primera vez los caracteres internos de los taxones de los rinconélidos identificados en el Pliensbachense de la Cordillera Ibérica: *Tetrarhynchia dunrobinensis*, *Tetrarhynchia ranina*, *Tetrarhynchia tetrahedra*, *Tetrarhynchia dumbletonensis*, *Tetrarhynchia subconcinna*, *Quadratirhynchia quadrata*, *Quadratirhynchia attenuata*, *Gibbirhynchia curviceps*, *Gibbirhynchia amalthei* y *Gibbirhynchia muirwoodae*.

4) Se han realizado más de 25.000 medidas sobre 2.506 individuos que presentaban buen estado de conservación, considerando las variables longitud total, longitud de la valva dorsal, anchura, espesor total, espesor de las valvas dorsal y ventral, altura y anchura del pliegue, número total de costillas y número de costillas en el pliegue, así

como diversos índices de forma para caracterizar las especies. En virtud de estos datos biométricos se han establecido rangos de variabilidad de los caracteres morfológicos externos para cada uno de los taxones.

5) Asimismo, se han utilizado otros caracteres externos de tipo cualitativo que han resultado de gran utilidad en la diferenciación entre especies: presencia/ausencia de un estadio posterior liso en el desarrollo de las costillas, densidad y tipo de costulación, intensidad del recurvamiento del umbo ventral, así como grado de convexidad de las valvas y de elevación del pliegue sobre el contorno general de la concha.

6) Se han realizado estudios comparativos entre las poblaciones empleándose métodos de análisis multivariante (análisis de componentes principales y análisis discriminante) que han permitido establecer diferencias y semejanzas en términos de variabilidad intra e interespecífica.

7) El estudio multivariante ha reflejado que, teniendo en cuenta las variables consideradas, las poblaciones de la misma especie presentan fuertes semejanzas entre sí, por lo que no se pueden separar en términos morfométricos, si bien muestran cierto grado de variabilidad análogo al que se reconoce dentro de las poblaciones actuales. En este sentido, algunos pares de poblaciones correspondientes a secciones realizadas en distintas áreas de la cuenca presentan mayor grado de similitud entre sí que con poblaciones de la misma procedencia geográfica. Por el contrario, las especies estudiadas sí se pueden caracterizar e individualizar con bastante precisión a partir de las variables utilizadas.

8) Se han definido las variables cuantitativas que expresan su eficacia en la diferenciación de poblaciones de la misma especie:

- *G. curviceps*: las mayores diferencias entre los ejemplares atribuidos a poblaciones procedentes de diferentes secciones se deben al tamaño, expresado por las variables longitud, anchura, espesor, anchura y altura del pliegue y, en segundo término, el número de costillas. El índice de globosidad no tiene valor discriminante.
- *G. amalthei*: la máxima diferenciación se relaciona con el número de costillas y, con menor influencia, el tamaño. El índice de globosidad no tiene valor discriminante.



- T. dunrobinensis: la separación entre poblaciones se expresa en primer lugar en términos de tamaño y en segundo lugar en relación con la globosidad. El número de costillas no tiene valor discriminante.
- T. ranina: el máximo grado de separación se debe al índice de globosidad y de forma secundaria al número de costillas. El tamaño no tiene valor discriminante.

9) Se han definido las variables cuantitativas que han mostrado su utilidad en la diferenciación de poblaciones de distintas especies:

- T. dunrobinensis - T. ranina - T. subconcinna: la separación se maximiza en función del número de costillas y, en segundo plano, de la anchura del pliegue.
- G. curviceps - G. amalthei - G. muirwoodae: la discriminación más eficaz responde a la suma del tamaño y el índice de redondez. En segundo término, la influencia en la separación viene expresada por la anchura del pliegue + el número de costillas del pliegue.

### CONCLUSIONES BIOESTRATIGRÁFICAS

10) Se detalla el rango de distribución estratigráfica de las especies de rinconélidos plienschbachenses en cada una de las secciones estudiadas, así como su rango total en el contexto de la Cordillera Ibérica, con los siguientes resultados:

- Cirpa cf. briseis, desde la Cronozona Davoei (Subcronozona Figulinum) hasta la Cronozona Margaritatus (Subcronozona Stokesi).
- Furcirhynchia furcata, Cronozona Margaritatus.
- ?Squamirhynchia cf. squamiplex, Cronozona Jamesoni (subcronozonas Polymorphus y Brevispina).
- Tetrarhynchia dunrobinensis, desde el Sinemuriense Superior (Cronozona Raricostatum) hasta el Plienschbachense Inferior (Cronozona Jamesoni, Subcronozona Brevispina).
- Tetrarhynchia ranina, desde la Cronozona Jamesoni (Subcronozona Taylori) hasta la Cronozona Davoei (Subcronozona Maculatum).
- Tetrarhynchia tetrahedra, desde la Cronozona Davoei (Subcronozona Figulinum) hasta la Cronozona Spinatum (Subcronozona Hawskerense).
- Tetrarhynchia dumbletonensis, desde la Cronozona Margaritatus (Subcronozona Gibbosus) hasta la Cronozona Spinatum (Subcronozona Hawskerense).

- *Tetrahynchia subconcinna*, desde la Cronozona Margaritatus (Subcronozona Gibbosus) hasta la Cronozona Spinatum (Subcronozona Hawskerense).
- *Quadratrynchia quadrata*, desde la Cronozona Margaritatus (Subcronozona Gibbosus) hasta la Cronozona Spinatum (Subcronozona Hawskerense).
- *Quadratrynchia attenuata*, desde la Cronozona Margaritatus (Subcronozona Gibbosus) hasta el Toarciense Inferior (Cronozona Tenuicostatum, Subcronozona Paltus).
- *Gibbirynchia curviceps*, desde la Cronozona Jamesoni (Subcronozona Polymorphus) hasta la Cronozona Davoei (Subcronozona Capricornus).
- *Gibbirynchia amalthei*, desde la Cronozona Davoei (Subcronozona Maculatum) hasta la Cronozona Margaritatus (Subcronozona Subnodosus).
- *Gibbirynchia muirwoodae*, Cronozona Margaritatus (subcronozonas Subnodosus y Gibbosus).
- *Gibbirynchia cantabrica*, desde la Cronozona Spinatum (Subcronozona Apyrenum) hasta el Toarciense Inferior (Cronozona Tenuicostatum, Subcronozona Paltus).

11) A partir de la distribución estratigráfica de los taxones se ha propuesto una biozonación local con rinconélidos para el Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica, estableciéndose cinco biozonas siguiendo el criterio de primera aparición de la especie índice:

- Biozona Dunrobinensis. Especie índice: *Tetrahynchia dunrobinensis*. Zona Raricostatum - Zona Jamesoni (Subzona Taylori).
- Biozona Curviceps. Especie índice: *Gibbirynchia curviceps*. Zona Jamesoni (Subzona Polymorphus) - Zona Ibex (Subzona Luridum).
- Biozona Amalthei. Especie índice: *Gibbirynchia amalthei*. Zona Davoei (Subzona Maculatum) - Zona Margaritatus (Subzona Stokesi).
- Biozona Muirwoodae. Especie índice: *Gibbirynchia muirwoodae*. Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus) - Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus).
- Biozona Cantabrica. Especie índice: *Gibbirynchia cantabrica*. Zona Spinatum (Subzona Apyrenum) - Zona Tenuicostatum (Subzona Paltus).

12) Las especies *Tetrahynchia dunrobinensis* y *Gibbirynchia curviceps* se han utilizado también como índices de zona para el Pliensbachiense de otras cuencas europeas (Francia, Bulgaria, Reino Unido), aunque con rangos estratigráficos diferentes a los establecidos en la Cordillera Ibérica.

13) La biozonación propuesta se puede calibrar con la zonación estándar de ammonoideos reconocida en la Provincia Noroeste de Europa.

### CONCLUSIONES TAFONÓMICAS

14) Por lo que se refiere a la conservación del material, se han identificado tres mecanismos de alteración tafonómica:

- Mineralización: cementación de cavidades, reemplazamiento por sulfuros de hierro y mineralización s.s. con formación de cristales de yeso.
- Bioerosión: perforaciones y trazados en forma de relieves negativos.
- Distorsión mecánica: deformación de las conchas por efecto de procesos de compactación.

### CONCLUSIONES PALEOECOLÓGICAS

15) En función de la variabilidad observada en las poblaciones estudiadas y de su posición en la cuenca desde áreas más profundas a más someras de la plataforma se pueden establecer las siguientes asociaciones:

- Formas de pequeño tamaño, alta densidad de costulación y pliegue poco marcado, asociadas a ambientes subóxicos de relativa profundidad y salinidad normal, que son muy abundantes en las secciones de Préjano, Muro de Aguas, Castrovido y Talveila (a excepción de *C. cf. briseis* y *F. furcata*, cuya representación hasta el momento es puntual en la sección de Castrovido). Las asociaciones están dominadas por las especies *T. dunrobinensis*, *G. curviceps*, *T. ranina* (con escaso desarrollo del pliegue para la especie), *C. cf. briseis*, *F. furcata*, *G. amalthei* y *G. muirwoodae*.
- Formas de tamaño medio con pliegue relativamente elevado asociadas a ambientes algo menos profundos y bien oxigenados, de salinidad normal. En las secciones de Almonacid de la Cuba 1 y 2 y Sierra Palomera son muy abundantes las especies *T. dunrobinensis*, *G. curviceps*, *T. ranina* y *G. cantabrica*, moderadamente abundantes *T. tetrahedra*, *T. subconcinna*, *Q. attenuata* y *Q. quadrata* y muy escasas *G. amalthei* y *G. muirwoodae*.
- Formas de mayor tamaño con fuerte desarrollo del pliegue, baja densidad de costulación y costillas marcadas que se asocian con ambientes poco profundos de salinidad normal y bien oxigenados. Las formas más abundantes son *T. ranina*, *T. subconcinna*, *T. dumbletonensis*, *T. tetrahedra*, *Q. attenuata* y *Q.*

*quadrata*, estando presentes en baja proporción ?S. cf. *squamiplex*, *G. muirwoodae* y *G. amalthei*.

### CONCLUSIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

16) Las faunas de rinconélidos del Pliensbachiense Inferior muestran un cierto carácter local entre las áreas meridionales y septentrionales del Tethys. No obstante, algunas formas como *G. curviceps* presentan una distribución geográfica muy amplia debido a su alto grado de cosmopolitismo. A partir del Pliensbachiense Superior aumenta el número de especies comunes con las regiones del Tethys occidental y de Centroeuropa, como *G. amalthei*, *T. tetrahedra* y *T. dumbletonensis*. En términos generales, la mayor parte de los taxones de rinconélidos reconocidos en el Pliensbachiense de la Cordillera Ibérica constituyen formas representativas de la Provincia Noroeste de Europa, si bien existen algunas peculiaridades, como *Furcirhynchia*, una forma poco abundante en la Cordillera Ibérica y ausente hasta el momento en los afloramientos de la cuenca asturiana que, sin embargo, se conoce en Francia y Reino Unido; *C. briseis*, especie característica de la Provincia Mediterránea reconocida en una de las secciones estudiadas, o *Q. quadrata*, presente tanto en el dominio mediterráneo como en el del noroeste de Europa. Durante la Cronozona Spinatum comienza a diferenciarse la Bioprovincia española con la presencia de braquiofaunas de carácter endémico y baja diversidad, que alcanza su máxima extensión en el Toarciense Inferior.



## 11. LÁMINAS

---

## LÁMINA 1 (Escala 1:1)

---

### *Cirpa* sp.

1a-c. Ejemplar CA-217/15. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

### *Cirpa* cf. *briseis* (GEMMELLARO, 1874)

2a-c. Ejemplar CA-242/5. Valva ventral muy convexa. Fm Cuevas Labradas, Zona Davoei. Castrovido.

3a-c. Ejemplar CA-242/6. Forma ligeramente planoconvexa. Fm Cuevas Labradas, Zona Davoei. Castrovido.

### *Furcirhynchia furcata* BUCKMAN, 1918

4a-c. Ejemplar CA-326/2. Anchura máxima en posición anterior. Fm Barahona, Zona Margaritatus. Castrovido.

5a-c. Ejemplar CA-326/3. Anchura máxima desplazada anteriormente y valva dorsal muy globosa. Fm Barahona, Zona Margaritatus. Castrovido.

6a-c. Ejemplar CA-326/4. Anchura máxima en posición central. Fm Barahona, Zona Margaritatus. Castrovido.

### ?*Squamirhynchia* cf. *squamiplex* (QUENSTEDT, 1871)

7a-c. Ejemplar OL-20(+0,34)/3. Forma muy biconvexa. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. La Ventosa del Ducado.

8a-c. Ejemplar OL-20(+0,34)/4. Costillas gruesas y bajo espesor. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. La Ventosa del Ducado.

9a-c. Ejemplar OL-20(+0,34)/6. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. La Ventosa del Ducado.

### *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER, 1917)

10-16: serie de ejemplares de la misma población en la que se observan diferencias en el tamaño, grado de convexidad de las valvas, altura y anchura del pliegue, redondez y globosidad.

10a-c. Ejemplar 1CU-63/3. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

11a-c. Ejemplar 1CU-63/10. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

12a-c. Ejemplar 1CU-63/12. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

13a-c. Ejemplar 1CU-63/19. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

14a-c. Ejemplar 1CU-63/26. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

15a-c. Ejemplar seccionado 1CU-63/31. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

16a-c. Ejemplar 1CU-63/51. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

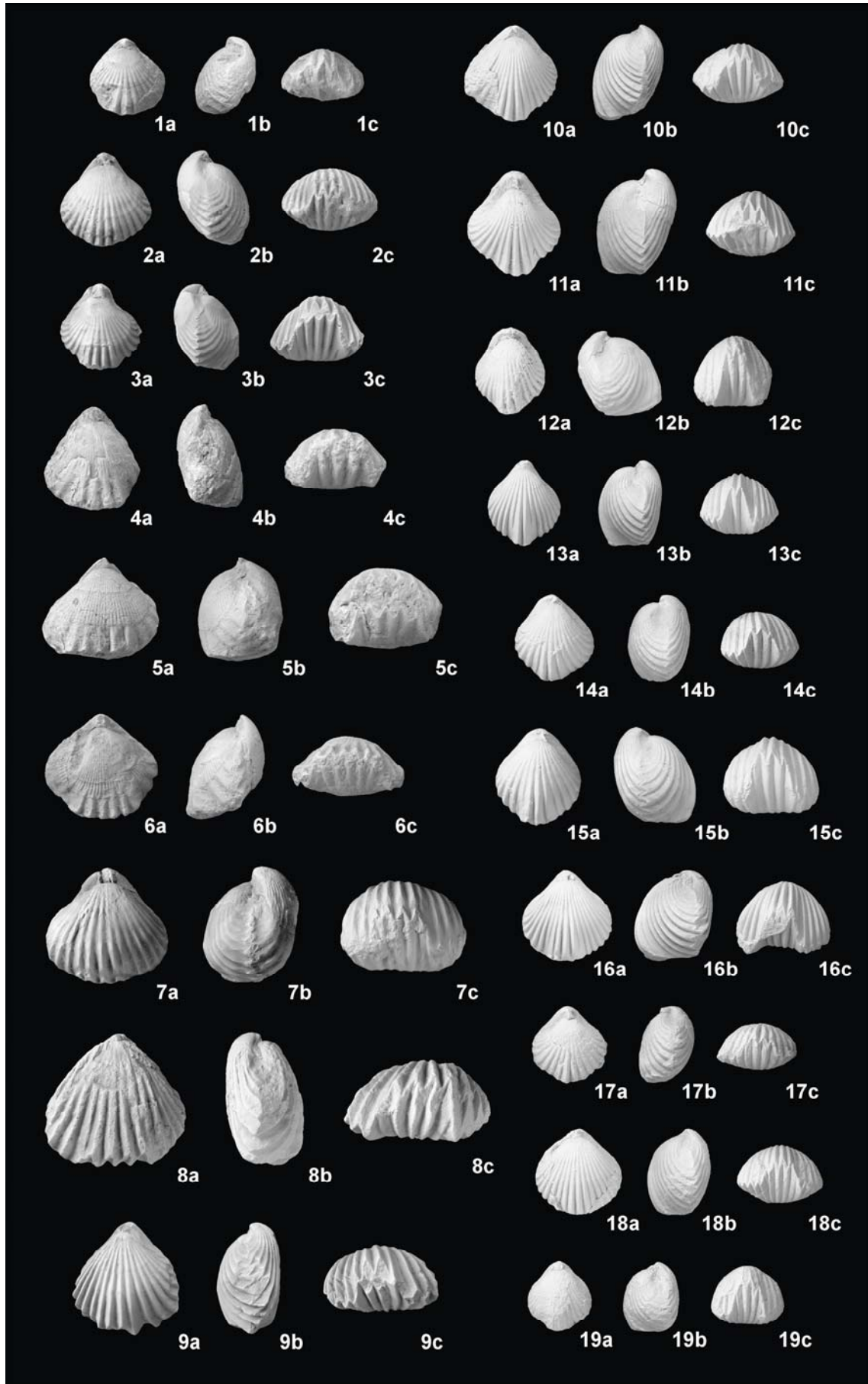
17a-c. Ejemplar 1CU-80/8. Forma de pequeño tamaño y costulación marcada. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

18a-c. Ejemplar 1CU-88/4. Forma típica. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

19a-c. Ejemplar 1CU-88/28. Forma globosa. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

En todas las láminas: a) vista dorsal; b) vista lateral; c) vista frontal.

Las dimensiones de los ejemplares figurados se incluyen en el Anexo III.





## LÁMINA 2 (Escala 1:1)

---

### *Tetrahynchia dunrobinensis* (ROLLIER, 1917)

1-11: serie de ejemplares de tamaño pequeño y alta densidad de costulación.

1a-c. Ejemplar 1CU-98/5. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

2a-c. Ejemplar 1CU-99/36. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

3a-c. Ejemplar 1CU-99/45. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

4a-c. Ejemplar 1CU-99/50. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

5a-c. Ejemplar 1CU-99/56. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

6a-c. Ejemplar 1CU-100/11. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

7a-c. Ejemplar 1CU-100/13. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

8a-c. Ejemplar 1CU-100/43. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

9a-c. Ejemplar 1CU-104/7. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

10a-c. Ejemplar 1CU-105T/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

11a-c. Ejemplar 1CU-105T/35. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

12a-c. Ejemplar 1CU-108/51. Costillas fuertes. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

13-22: serie de ejemplares de diversos tamaños con pliegue relativamente elevado y costillas marcadas de la sección de Castrovido.

13a-c. Ejemplar seccionado CA-2/30 (figura 22). Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

14a-c. Ejemplar CA-4/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

15a-c. Ejemplar CA-214/16. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

16a-c. Ejemplar CA-215/157. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

17a-c. Ejemplar CA-216/15. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

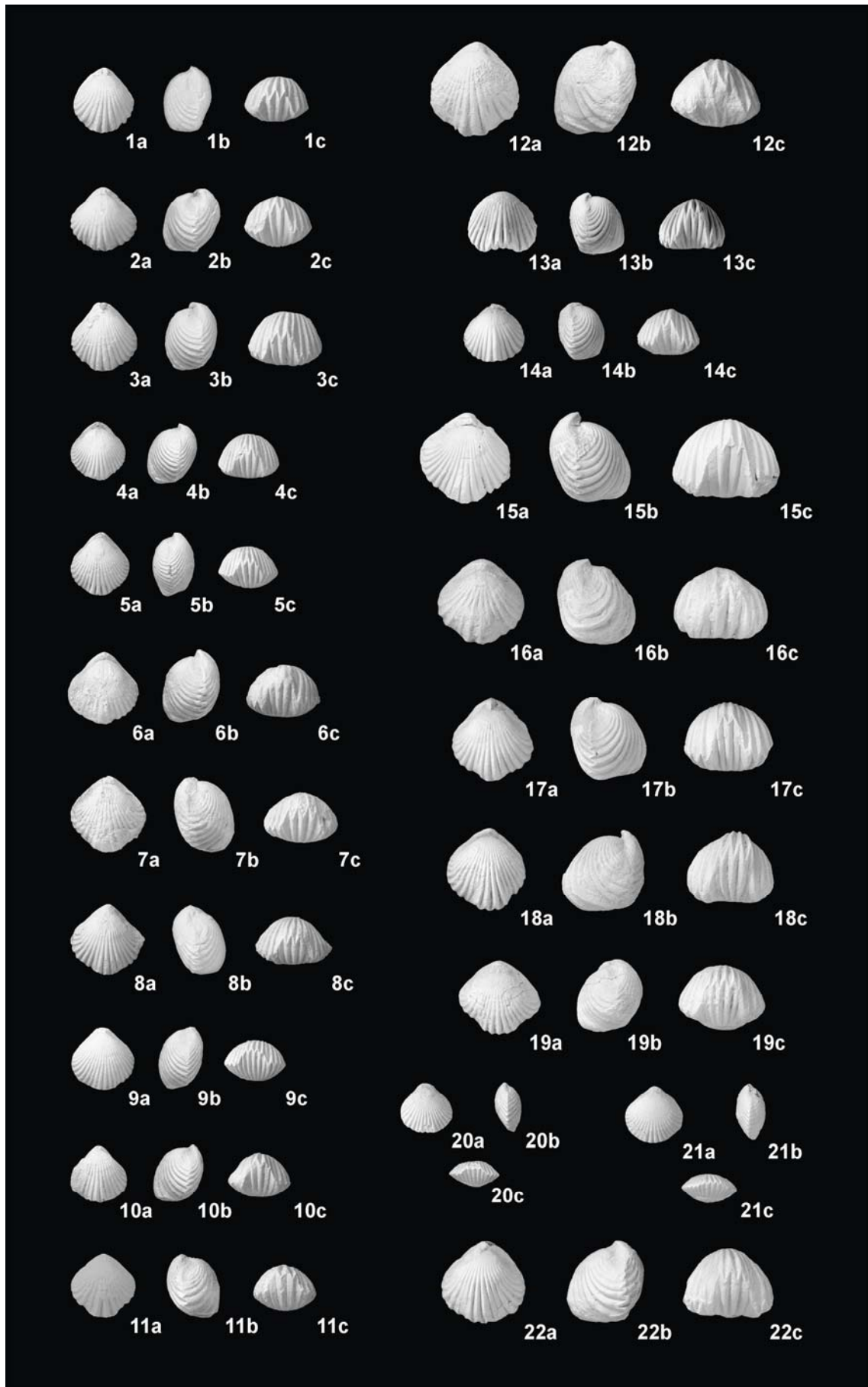
18a-c. Ejemplar CA-217/12. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

19a-c. Ejemplar CA-217/14. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

20a-c. Ejemplar CA-218/6. Forma juvenil. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

21a-c. Ejemplar CA-220/2. Forma juvenil. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

22a-c. Ejemplar CA-220/5. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

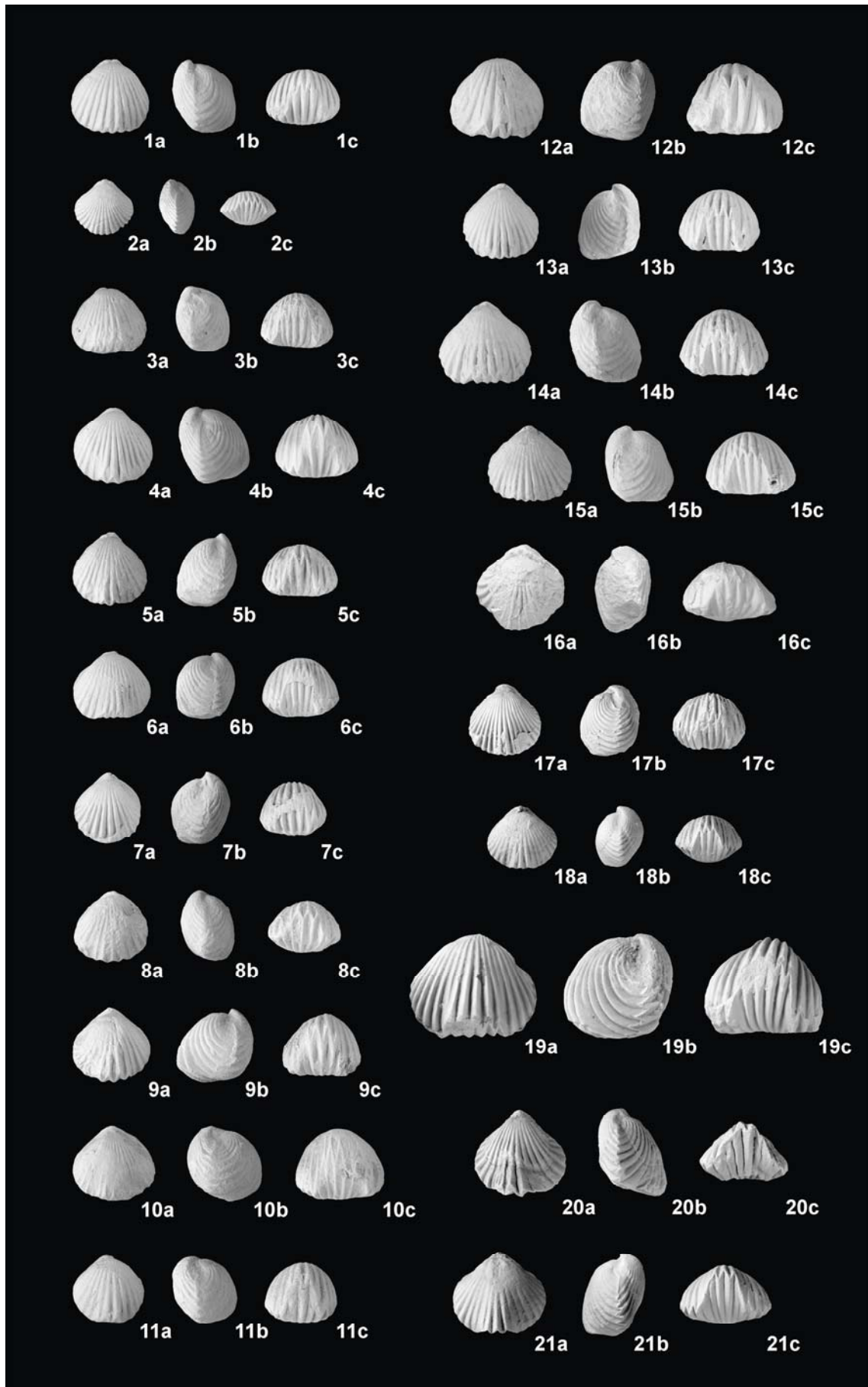


## LÁMINA 3 (Escala 1:1)

---

### *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER, 1917)

- 1-10: serie de ejemplares de la misma población con dimensiones y morfología general bastante próximas.
- 1a-c. Ejemplar seccionado PR-22/128 (figura 28). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 2a-c. Ejemplar PR-26/10. Forma juvenil. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 3a-c. Ejemplar PR-26/32. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 4a-c. Ejemplar PR-26/34. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 5a-c. Ejemplar PR-26/37. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 6a-c. Ejemplar PR-26/43. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 7a-c. Ejemplar PR-26/44. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 8a-c. Ejemplar PR-26/50. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 9a-c. Ejemplar PR-26/68. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 10a-c. Ejemplar seccionado PR-26/69 (figura 29). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 11a-c. Ejemplar PR-28/4. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 12a-c. Ejemplar PR-30/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Taylori). Préjano.
- 13a-c. Ejemplar seccionado PR-77/2 (figura 20). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Brevispina). Préjano.
- 14a-c. Ejemplar PR-77/10. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Brevispina). Préjano.
- 15a-c. Ejemplar PR-77/18. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Brevispina). Préjano.
- 16a-c. Ejemplar SP-36T/4. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. Sierra Palomera.
- 17a-c. Ejemplar TV-26.15/1. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. Talveila.
- 18a-c. Ejemplar seccionado TV-28.24/5 (figura 21). Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. Talveila.
- 19a-c. Ejemplar TV-29.43/18. Forma de gran talla y fuerte costulación. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. Talveila.
- 20a-c. Ejemplar OL-3B/5. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. La Ventosa del Ducado.
- 21a-c. Ejemplar OL-3B/6. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachense Inferior. La Ventosa del Ducado.



## LÁMINA 4 (Escala 1:1)

---

### *Tettrahynchia ranina* (Suess, 1861)

1-4: serie de ejemplares de la misma población.

1a-c. Ejemplar 1CU-49/2 (figura 35). Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1 (Rama Aragonesa).

2a-c. Ejemplar 1CU-49/17. Forma juvenil. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

3a-c. Ejemplar 1CU-49/22. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

4a-c. Ejemplar 1CU-49/24. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

5a-c. Ejemplar 1CU-50/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

6a-c. Ejemplar 1CU-156/4. Fm Calizas y margas de Almonacid de la Cuba, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.

7a-c. Ejemplar 1CU-171/1. Fm Calizas y margas de Almonacid de la Cuba, Zona Ibex. Almonacid de la Cuba 1.

8a-c. Ejemplar seccionado 1CU-171/3 (figura 36). Fm Calizas y margas de Almonacid de la Cuba, Zona Ibex. Almonacid de la Cuba 1.

9a-c. Ejemplar CA-64/5. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

10a-c. Ejemplar CA-214/9. Talla pequeña y pliegue elevado. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

11a-c. Ejemplar CA-215/10. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

12a-c. Ejemplar CA-218/39. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

13a-c. Ejemplar CA-218/73. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

14a-c. Ejemplar CA-235/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.

15a-c. *T. aff. ranina*. Ejemplar CA-242/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Davoei. Castrovido.

16a-c. Ejemplar PR-77b/6. Forma adulta de pequeño tamaño. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Brevispina). Préjano.

17-21: serie de ejemplares de la misma población y distintas dimensiones.

17a-c. Ejemplar PR-103/7. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni). Préjano.

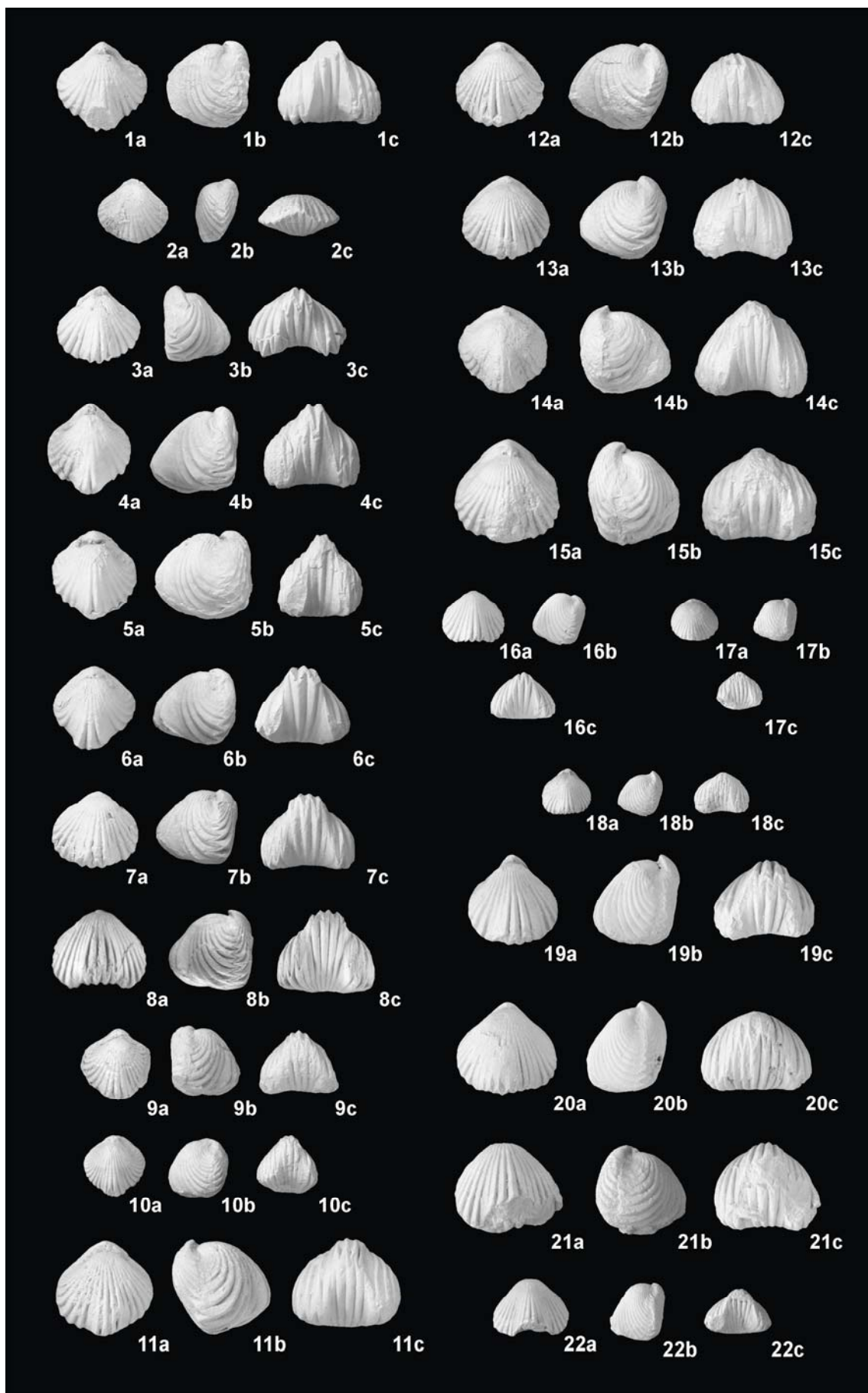
18a-c. Ejemplar PR-103/8. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni). Préjano.

19a-c. Ejemplar seccionado PR-103/24 (figura 38). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni). Préjano.

20a-c. Ejemplar PR-103/33. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni). Préjano.

21a-c. Ejemplar PR-103/35. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni). Préjano.

22a-c. Ejemplar PR-104/4. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Jamesoni). Préjano.



## LÁMINA 5 (Escala 1:1)

---

### *Tetrahynchia ranina* (SUESS, 1861)

1-2: formas de pliegue muy elevado y costulación marcada.

1a-c. Ejemplar RE-1/18. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Renales.

2a-c. Ejemplar RE-1/20. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Renales.

3-4: formas juveniles.

3a-c. Ejemplar TV-28.26/6. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

4a-c. Ejemplar TV-29.41/14. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

5a-c. Ejemplar TV-30.51/7. Forma muy cinocéfala con costillas muy fuertes. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

6a-c. Ejemplar TV-34.67/6. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

### *Tetrahynchia tetrahedra* (SOWERBY, 1812)

7-8: ejemplares de la misma población y morfología similar.

7a-c. Ejemplar 1CU-231/1. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Almonacid de la Cuba 1.

8a-c. Ejemplar 1CU-231/5. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Almonacid de la Cuba 1.

9a-c. Ejemplar seccionado 2CU-2/2 (figura 44). Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Apyrenum). Almonacid de la Cuba 2.

10a-c. Ejemplar 2CU-2/5. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Apyrenum). Almonacid de la Cuba 2.

11a-c. Ejemplar 2CU-6/1. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

12a-c. Ejemplar 2CU-6/3. Forma muy cinocéfala con gran desarrollo en altura del pliegue y costillas muy fuertes. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

13a-c. Ejemplar MA-141T/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus). Muro de Aguas.

14a-c. Ejemplar seccionado PR-285/31 (figura 43). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

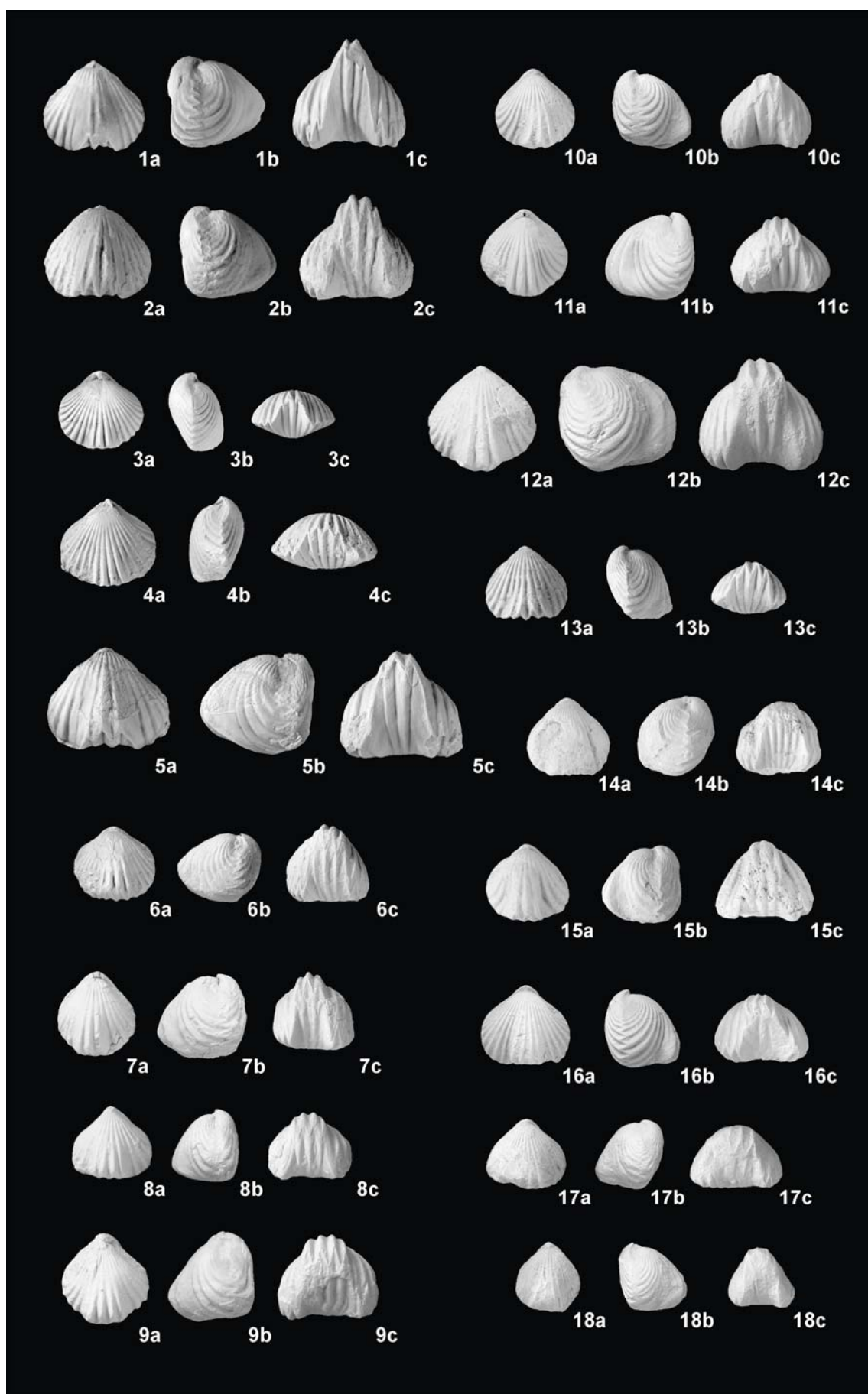
15a-c. Ejemplar PR-285/34. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

16a-c. Ejemplar SP-69/1. Fm Cerro del Pez, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.

17a-c. Ejemplar SP-69/2. Fm Cerro del Pez, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.

18a-c. Ejemplar SP-73/1. Fm Cerro del Pez, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.







## LÁMINA 6 (Escala 1:1)

---

### *Tetrahynchia tetrahedra* (SOWERBY, 1812)

1-3: serie de ejemplares de la misma población con morfologías diversas.

1a-c. Ejemplar seccionado SP-77/1 (figura 45). Fm Cerro del Pez, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

2a-c. Ejemplar SP-77/20. Fm Cerro del Pez, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

3a-c. Ejemplar SP-77/22. Fm Cerro del Pez, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

4a-c. Ejemplar SP-79/6. Forma muy globosa y con pliegue poco acusado. Fm Cerro del Pez, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

5a-c. Ejemplar seccionado TU-2/7 (figura 46). Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Turmiel.

6a-c. Ejemplar TU-2/9. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Turmiel.

### *Tetrahynchia dumbletonensis* (DAVIDSON, 1878)

7-10: formas típicas de la especie.

7a-c. Ejemplar SP-187/1. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

8a-c. Ejemplar seccionado SP-187/8 (figura 50). Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

9a-c. Ejemplar SP-188/14. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

10a-c. Ejemplar SP-189/15. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

11a-c. Ejemplar RE-23(+0,2)/1. Forma juvenil. Fm Barahona, Pliensbachense Superior. Renales.

### *Tetrahynchia subconcinna* (DAVIDSON, 1852)

12-15: serie de ejemplares de la misma población.

12a-c. Ejemplar SP-131/7. Fm Barahona, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

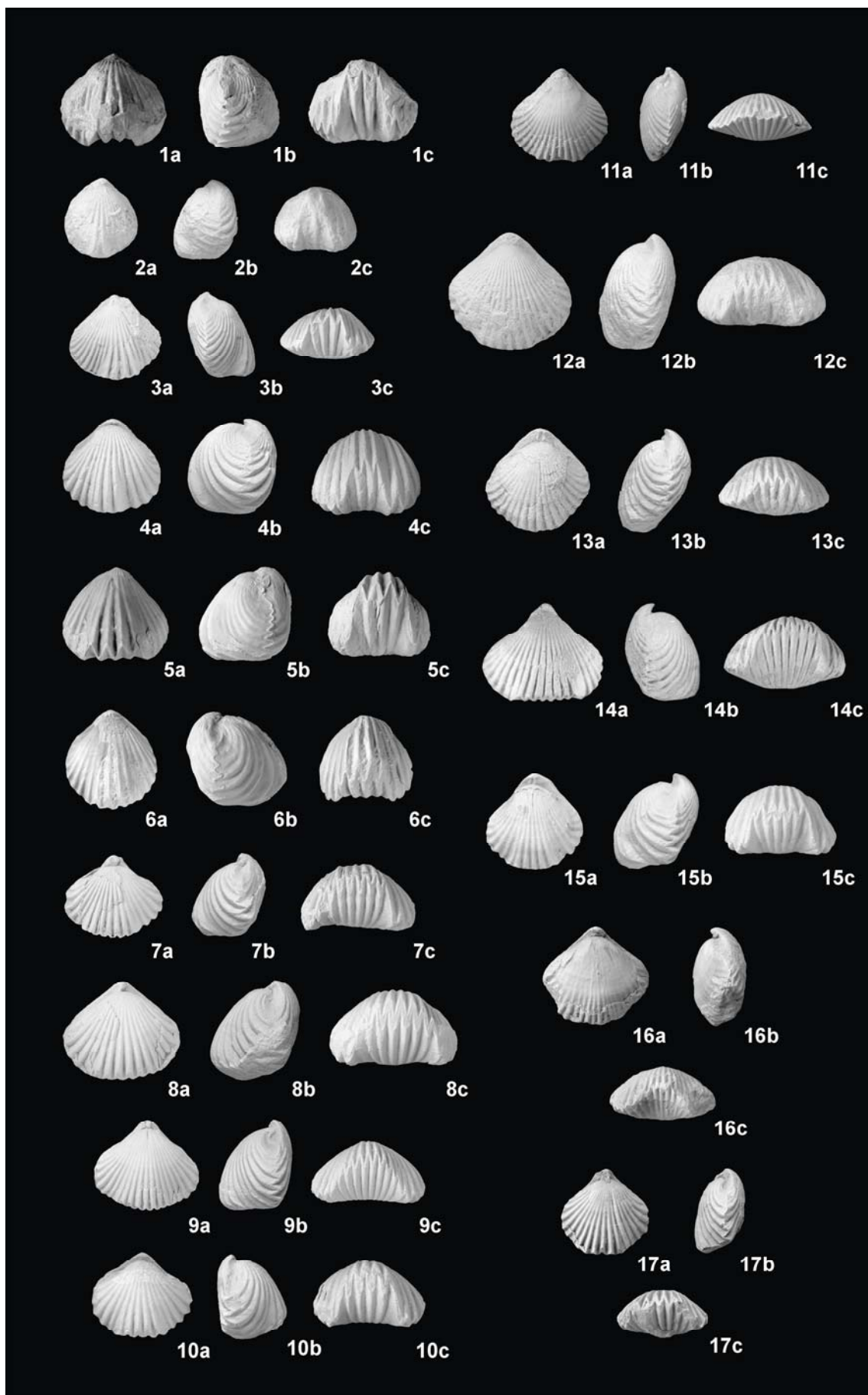
13a-c. Ejemplar SP-131/10. Fm Barahona, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

14a-c. Ejemplar seccionado SP-131/17 (figura 54). Forma típica. Fm Barahona, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

15a-c. Ejemplar SP-131/29. Fm Barahona, Pliensbachense Superior. Sierra Palomera.

16a-c. Ejemplar SP-177/27. Contorno pentagonal y pequeño espesor. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

17a-c. Ejemplar SP-187/4. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.



## LÁMINA 7 (Escala 1:1)

---

### *Quadratirhynchia quadrata* BUCKMAN, 1918

1-3: formas típicas procedentes de la misma población.

1a-c. Ejemplar SP-131/2. Fm Barahona, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.

2a-c. Ejemplar SP-131/8. Fm Barahona, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.

3a-c. Ejemplar SP-131/11. Fm Barahona, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.

4a-c. Ejemplar TU-25/10. Fm Barahona, Zona Margaritatus. Turmiel.

5a-c. Ejemplar seccionado TU-25/13 (figura 57). Fm Barahona, Zona Margaritatus. Turmiel.

### *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR, 1931)

6a-c. Ejemplar 2CU-8/7. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

7a-c. Ejemplar 2CU-10/13. Fm Turmiel, Zona Spinatum Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

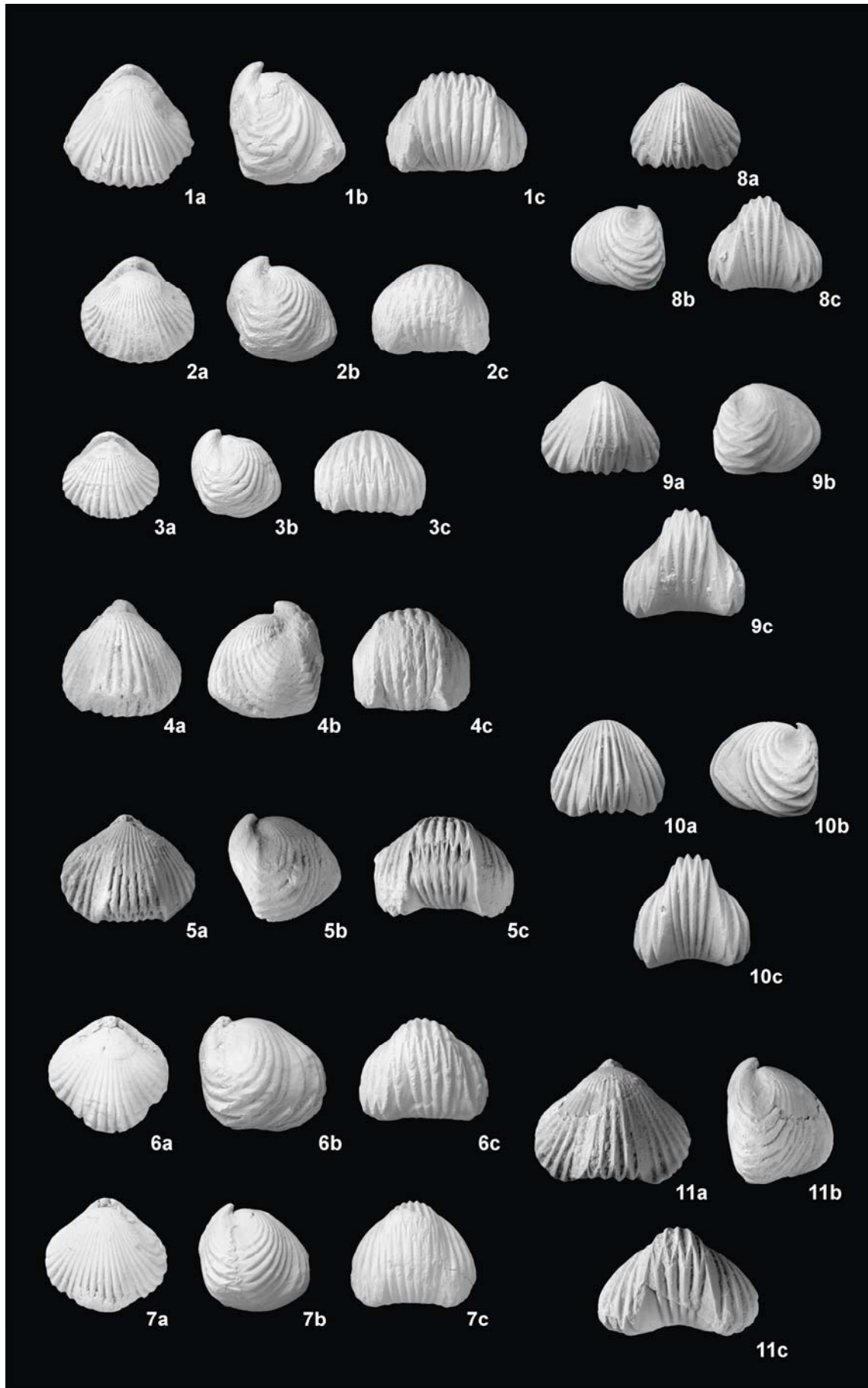
8-10: serie de ejemplares de la misma población con pliegue frontal muy elevado, perfil lateral cinocéfalo y costillas muy agudas de tipo *quadrata*.

8a-c. Ejemplar 2CU-34/2. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

9a-c. Ejemplar 2CU-34/3. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

10a-c. Ejemplar 2CU-34/5. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.

11a-c. Ejemplar seccionado OL-73/3 (figura 63). Fm Barahona, Zona Spinatum. La Ventosa del Ducado.



## LÁMINA 8 (Escala 1:1)

---

### *Quadratirhynchia attenuata* (DUBAR, 1931)

1-4: serie de ejemplares de la misma población con morfologías y tamaños muy próximos.

1a-c. Ejemplar seccionado SP-177/6 (figura 61). Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

2a-c. Ejemplar SP-177/7. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

3a-c. Ejemplar SP-177/14. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

4a-c. Ejemplar SP-177/15. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

5a-c. Ejemplar SP-188/19. Fm Barahona, Zona Spinatum. Sierra Palomera.

6-9: ejemplares de la misma población con la morfología típica de la especie.

6a-c. Ejemplar TU-40/18. Fm Barahona, Zona Spinatum. Turmiel.

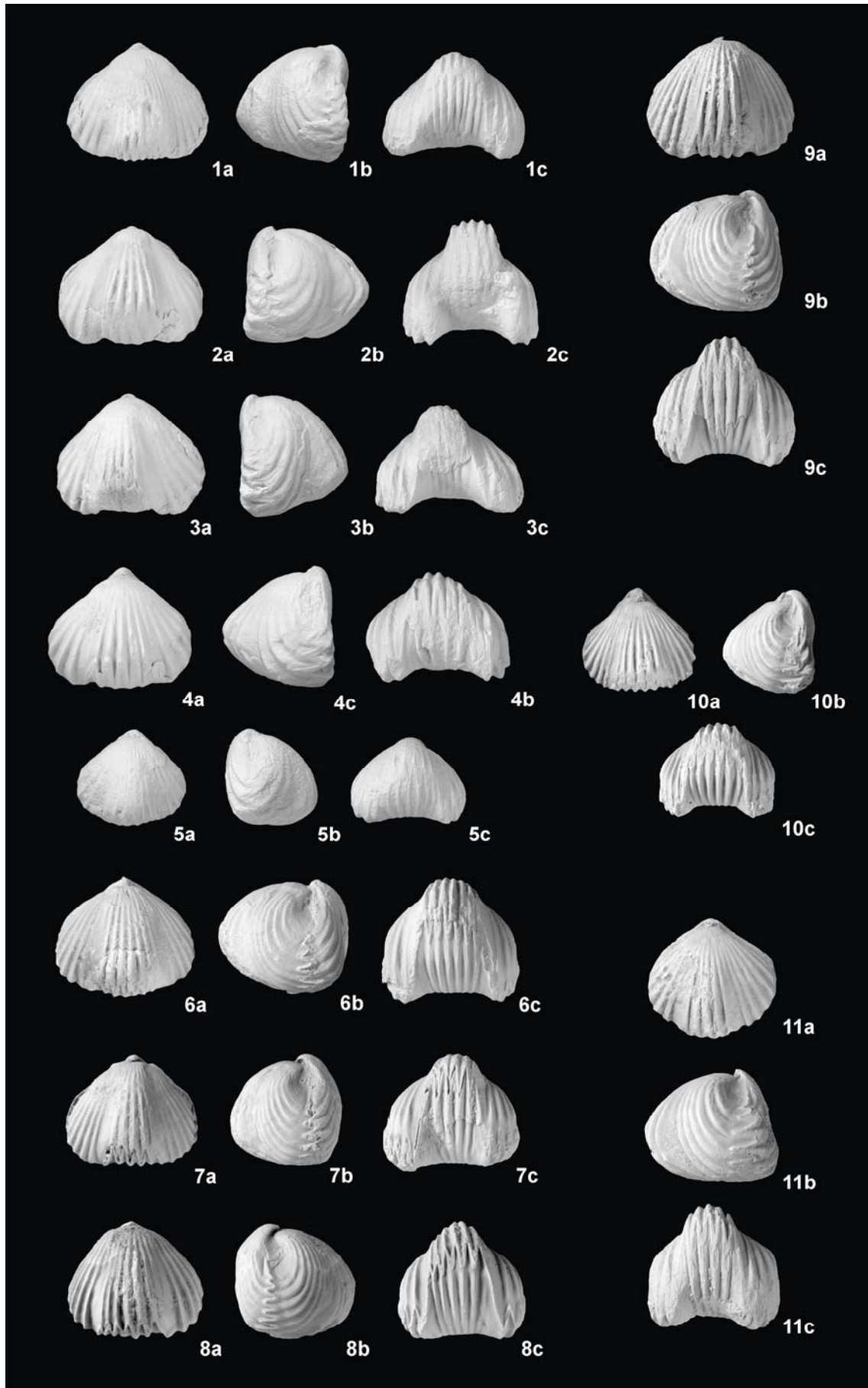
7a-c. Ejemplar TU-40/21. Fm Barahona, Zona Spinatum. Turmiel.

8a-c. Ejemplar seccionado TU-40/23 (figura 62). Fm Barahona, Zona Spinatum. Turmiel.

9a-c. Ejemplar TU-40/29. Fm Barahona, Zona Spinatum. Turmiel.

10a-c. Ejemplar RE-27(+1)/7. Fm Barahona, Pliensbachiense Superior. Renales.

11a-c. Ejemplar RE-28sup./6. Fm Barahona, Pliensbachiense Superior. Renales.



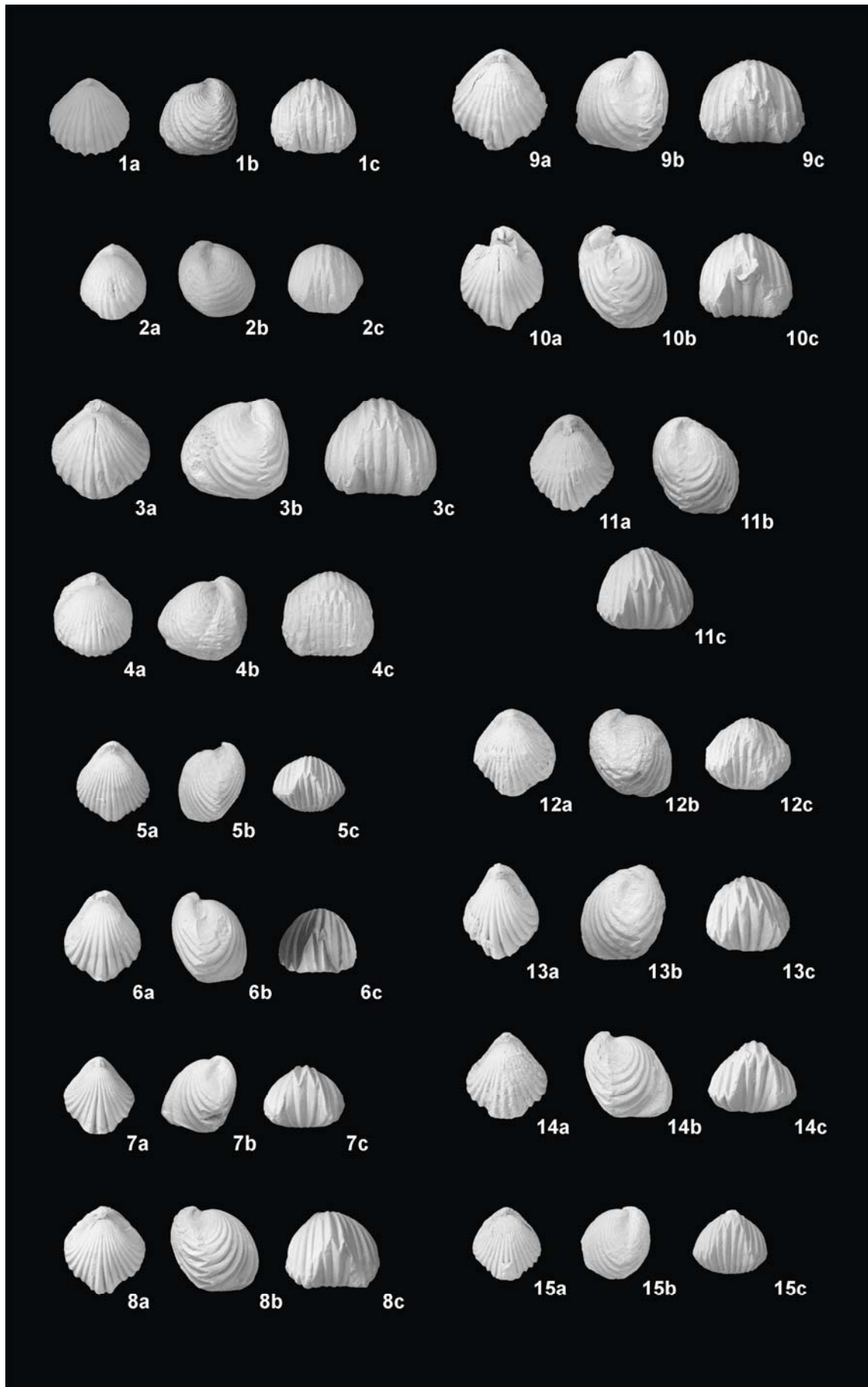
## LÁMINA 9 (Escala 1:1)

---

### *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852)

- 1a-c. Ejemplar CA-214/30. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.
- 2a-c. Ejemplar seccionado CA-215/186 (figura 71). Forma muy globosa. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.
- 3a-c. Ejemplar CA-216/7. Forma de gran tamaño. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.
- 4a-c. Ejemplar CA-234/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Castrovido.
- 5-11: serie de ejemplares de la misma población con diferentes tamaños.
- 5a-c. Ejemplar 1CU-63/4. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 6a-c. Ejemplar 1CU-63/17. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 7a-c. Ejemplar 1CU-63/21. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 8a-c. Ejemplar 1CU-63/45. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 9a-c. Ejemplar 1CU-63/46. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 10a-c. Ejemplar 1CU-63/50. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 11a-c. Ejemplar seccionado 1CU-65/3 (figura 69). Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 12a-c. Ejemplar 1CU-66/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 13a-c. Ejemplar 1CU-76/5. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 14a-c. Ejemplar 1CU-76/19. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.
- 15a-c. Ejemplar 1CU-100/3. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.





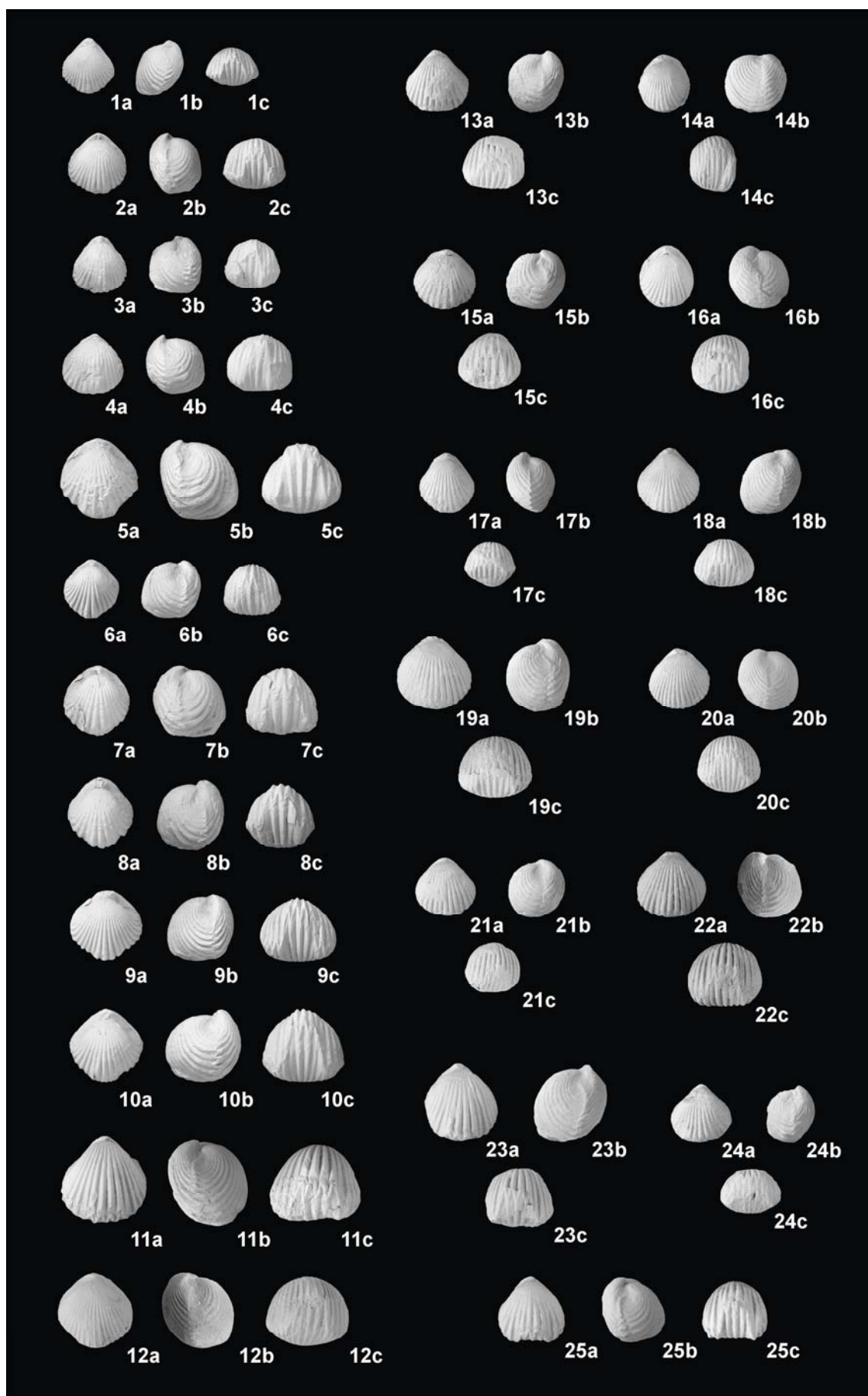


## LÁMINA 10 (Escala 1:1)

---

### *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852)

- 1a-c. Ejemplar 1CU-100/29. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
2a-c. Ejemplar 1CU-100/49. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
3a-c. Ejemplar 1CU-100/62. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
4a-c. Ejemplar 1CU-101/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
5a-c. Ejemplar 1CU-105/4. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
6a-c. Ejemplar 1CU-105T/3. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
7a-c. Ejemplar 1CU-105T/9. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
8a-c. Ejemplar seccionado 1CU-105T/27 (figura 70). Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
9a-c. Ejemplar 1CU-105T/28. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
10a-c. Ejemplar 1CU-109/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Jamesoni. Almonacid de la Cuba 1.  
11a-c. Ejemplar PR-11/2. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
12a-c. Ejemplar seccionado PR-18/27 (figura 68). Forma típica. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
13-22: serie de ejemplares de la misma población, con morfología en general muy globosa y pequeño tamaño.  
13a-c. Ejemplar PR-22/28. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
14a-c. Ejemplar PR-22/45. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
15a-c. Ejemplar PR-22/47. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
16a-c. Ejemplar PR-22/51. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
17a-c. Ejemplar PR-22/57. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
18a-c. Ejemplar PR-22/64. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
19a-c. Ejemplar PR-22/93. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
20a-c. Ejemplar PR-22/102. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
21a-c. Ejemplar PR-22/106. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
22a-c. Ejemplar PR-22/125. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
23a-c. Ejemplar PR-26/48. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
24a-c. Ejemplar PR-26/63. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni. Préjano.  
25a-c. Ejemplar PR-77/4. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Jamesoni (Subzona Brevispina). Préjano.



## LÁMINA 11 (Escala 1:1)

---

### *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT, 1852)

1a-c. Ejemplar TV-26.14/2. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

2a-c. Ejemplar TV-29.41/5. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

3a-c. Ejemplar TV-29.43/8. Fm Cuevas Labradas, Pliensbachiense Inferior. Talveila.

### *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT, 1852)

4-25: serie de ejemplares procedentes de diversas secciones que reflejan la variabilidad de la especie en términos de tamaño, perfil lateral, densidad de costulación, grado de convexidad de las valvas, inclinación del umbo y altura y anchura del pliegue.

4a-c. Ejemplar CA-242/7. Fm Cuevas Labradas, Zona Davoei. Castrovido (Sector Septentrional).

5a-c. Ejemplar CA-256/12. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.

6a-c. Ejemplar CA-258/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.

7a-c. Ejemplar CA-258/5. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.

8a-c. Ejemplar seccionado CA-258/6 (figura 80). Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.

9a-c. Ejemplar CA-260/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.

10a-c. Ejemplar CA-260/111. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.

11a-c. Ejemplar seccionado PR-264/1 (figura 83). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

12a-c. Ejemplar seccionado PR-267/1 (figura 84). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

13a-c. Ejemplar PR-267/3. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

14a-c. Ejemplar PR-283/4. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

15a-c. Ejemplar seccionado PR-283/11 (figura 86). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

16a-c. Ejemplar PR-285/11. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Davoei. Préjano.

17a-c. Ejemplar PR-305/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Stokesi). Préjano.

18a-c. Ejemplar seccionado PR-308/3 (figura 88). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Stokesi). Préjano.

19a-c. Ejemplar PR-308/5. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Stokesi). Préjano.

20a-c. Ejemplar PR-308/6. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Stokesi). Préjano.

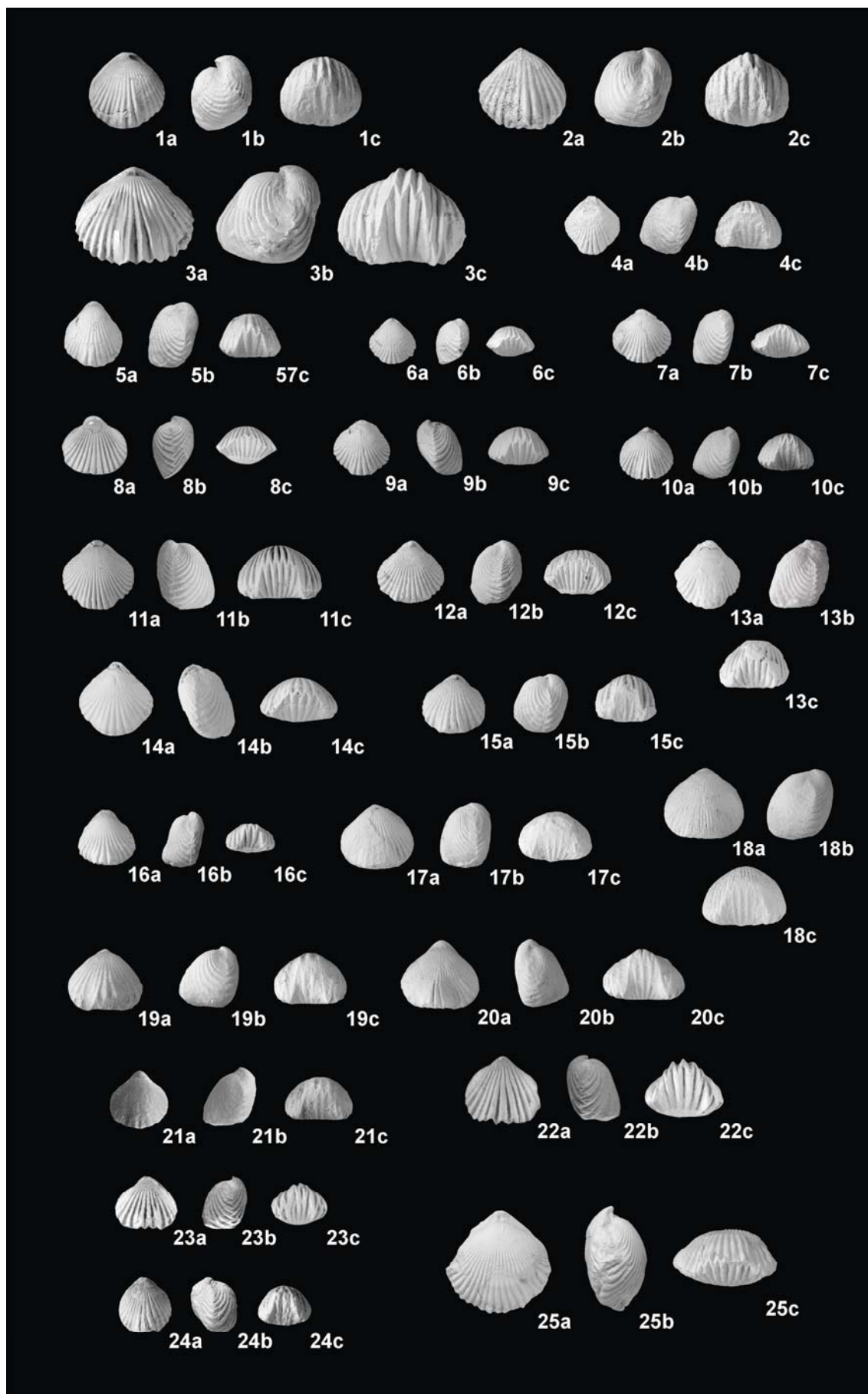
21a-c. Ejemplar PR-312/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Stokesi). Préjano.

22a-c. Ejemplar seccionado PR-399T/24 (figura 92). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus). Préjano.

23a-c. Ejemplar seccionado PR-399T/47 (figura 93). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Subnodosus). Préjano.

24a-c. Ejemplar MA-159/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Muro de Aguas.

25a-c. Ejemplar seccionado SP-118/1 (figura 81). Fm Barahona, Pliensbachiense Superior. Sierra Palomera.



## LÁMINA 12 (Escala 1:1)

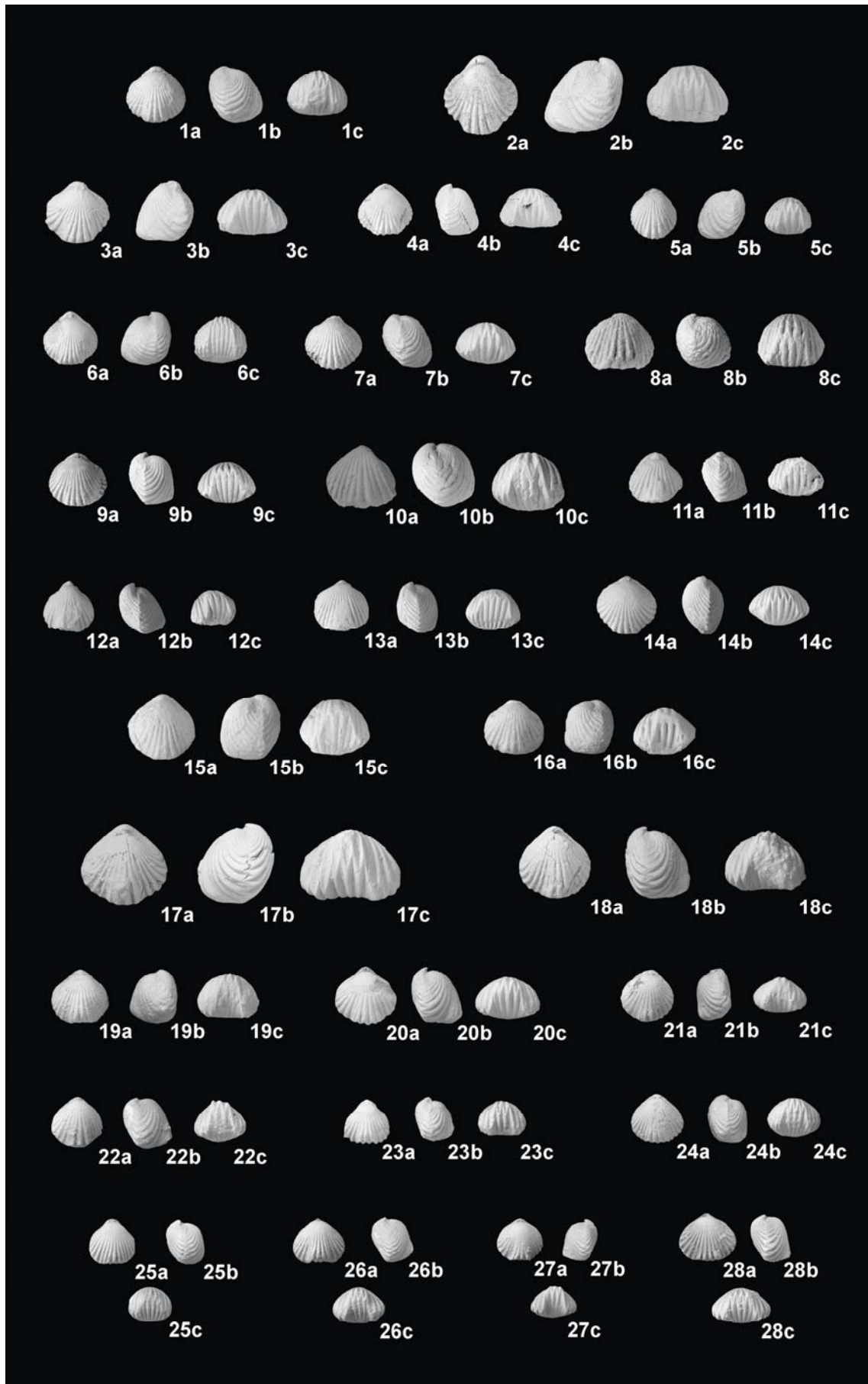
---

### *Gibbirhynchia muirwoodae* AGER, 1954

- 1-19: variabilidad de la especie en relación con el tamaño, grado de convexidad de las valvas, contorno, número de costillas en el pliegue y globosidad del nates.
- 1a-c. Ejemplar CA-252/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 2a-c. Ejemplar CA-254/2. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 3a-c. Ejemplar CA-258/15. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 4a-c. Ejemplar CA-260/1. Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 5a-c. Ejemplar seccionado CA-260/55 (figura 101). Fm Cuevas Labradas, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 6a-c. Ejemplar CA-274/1. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 7a-c. Ejemplar CA-294/1. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Castrovido.
- 8a-c. Ejemplar MA-166/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Muro de Aguas.
- 9a-c. Ejemplar MA-172/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Muro de Aguas.
- 10a-c. Ejemplar MA-182/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Muro de Aguas.
- 11a-c. Ejemplar PR-420/2. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Préjano.
- 12a-c. Ejemplar seccionado PR-425/4 (figura 97). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Préjano.
- 13a-c. Ejemplar PR-427/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Préjano.
- 14a-c. Ejemplar PR-433/1. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Préjano.
- 15a-c. Ejemplar PR-433/26. Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Préjano.
- 16a-c. Ejemplar seccionado PR-433/30 (figura 98). Calizas y margas bituminosas de Préjano, Zona Margaritatus (Subzona Gibbosus). Préjano.
- 17a-c. Ejemplar 1CU-233/6. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Almonacid de la Cuba 1.
- 18a-c. Ejemplar 1CU-233/8. Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Almonacid de la Cuba 1.
- 19a-c. Ejemplar seccionado 1CU-233/10 (figura 99). Fm Cerro del Pez, Zona Margaritatus. Almonacid de la Cuba 1.

### *Gibbirhynchia cantabrica* GARCÍA JORAL & GOY, 2009

- 20a-c. Ejemplar 1CU-291/4. Fm Barahona, Zona Spinatum. Almonacid de la Cuba 1.
- 21a-c. Ejemplar seccionado 2CU-8/1 (figura 107). Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 22a-c. Ejemplar 2CU-9B/2. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 23a-c. Ejemplar 2CU-10/3. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 24a-c. Ejemplar seccionado 2CU-10/5 (figura 108). Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 25a-c. Ejemplar 2CU-10/7. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 26a-c. Ejemplar 2CU-17/1. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 27a-c. Ejemplar 2CU-17/3. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.
- 28a-c. Ejemplar 2CU-27/1. Fm Turmiel, Zona Spinatum (Subzona Hawskerense). Almonacid de la Cuba 2.





## 12. BIBLIOGRAFÍA

---



- ABERHAN, M. (2001). Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165 (3/4): 375-394.
- ADELL, F., BASCONES, L., MARTÍNEZ, F. & TENA-DÁVILA, M. (1978). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 463 (Milmarcos, Guadalajara). IGME, Madrid.
- ADELL, F., GONZÁLEZ, F. & TENA-DÁVILA, M. (1978). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 461 (Sigüenza, Guadalajara). IGME, Madrid.
- AGER, D.V. (1954). The genus *Gibbirhynchia* in the British Domerian. *Proc. Geol. Assoc.*, 65 (1): 25-51.
- AGER, D.V. (1956). A Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae. Part I. *Palaeontol. Soc.*, 110(476): 1-50, láms. 1-4.
- AGER, D.V. (1958). A Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae. Part II. *Palaeontol. Soc.*, 112(483): 51-84, láms. 5-7.
- AGER, D.V. (1959). Lower Jurassic Brachiopods from Turkey. *J. Paleontol.*, 33 (6): 1018-1028.
- AGER, D.V. (1962). A Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae. Part III. *Palaeontol. Soc.*, 116 (498): 85-136, láms. 8-11.
- AGER, D.V. (1965a). Serial Grinding Techniques. In: KUMMEL, B. & RAUP, D. (Eds.), *Handbook of paleontological techniques*, W.H. Freeman & Co., San Francisco: 212-224.
- AGER, D.V. (1965b). Mesozoic and Cenozoic Rhynchonellacea. In: R.C. MOORE (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part. H: Brachiopoda*. Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, 2: H597-H632.
- AGER, D.V. (1967a). A Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae. Part IV. *Palaeontol. Soc.*, 121 (519): 137-172, láms. 12-13.
- AGER, D.V. (1967b). Some Mesozoic Brachiopods in the Tethys region. In: ADAMS & AGER D.V. (Eds.): *Aspects of Tethyan Biogeography. Syst. Assoc. Publ.*, 7: 135-151.
- AGER, D.V. (1971). Space and Time in Brachiopod History. *Geol. J. Spec. Issue*, 4: 95-110.
- AGER, D.V. (1977). The stratigraphical distribution of jurassic Brachiopoda. In: A collection of papers in honor of Prof. G.W. CHIPLONKAR. *Recent Res. Geol.*, Delhi, 4: 6-21.
- AGER, D.V. (1986). Migrating fossils, moving plates and expanding Earth. *Modern Geol.*, 10: 377-390.
- AGER, D.V. (1987). Why the Rhynchonellid brachiopods survived and the spiriferids did not: a suggestion. *Palaeontology*, 30 (4): 853-857.
- AGER, D.V. (1991). Mesozoic Brachiopod Faunas from the Western Pontides, Turkey: their stratigraphical, paleogeographical and paleoecological significance. *Geol. Romana*, 27: 237-243.

- AGER, D.V. (1994). Brachiopod stratigraphy in the Jurassic. *Geobios, Mém. Spec.*, 17: 57-68.
- AGER, D.V., CHILDS, A. & PEARSON, D.A.B. (1972). The Evolution of the Mesozoic Rhynchonellida. *Geobios*, 5 (2-3):157-233.
- AGER, D.V. & SUN, D.L. (1989). Distribution of Mesozoic brachiopods on the northern and southern shores of Tethys. *Palaeontol. Cathayana*, 4: 23-51.
- AGER, D.V. & WESTERMANN, G.E.G. (1963). New Mesozoic Brachiopods from Canada. *J. Paleontol.*, 37 (3): 595-610.
- ALDRIDGE, A.E. (1990). Shape variation of *Neothyris* (Brachiopoda, Terebratellinae). In: LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (Eds.): *Brachiopods through time*. Balkema, Rotterdam: 115-122.
- ALMÉRAS, Y. (1964). Brachiopodes du Lias et du Dogger. Essai bibliographique et critique de Paléontologie stratigraphique. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 5: 1-161.
- ALMÉRAS, Y. (1993). The Liassic brachiopod zones of the Middle-Atlas, Morocco. Comparison with the French North Tethyan zonation. *Newsl. Stratigr.*, 29 (3): 125-136.
- ALMÉRAS, Y., AMEUR, M. & ELM, S. (1993). *Prionorhynchia regia* (ROTHPLETZ), Rhynchonellidé du Lias maghrébin et evolution du genre *Prionorhynchia* BUCKMAN. *Boll. Soc. Paleontol. Ital.*, 32 (1): 59-77.
- ALMÉRAS, Y. & BECAUD, M. (2002). Les zones charnières entre provinces paléobiogéographiques. *Géol. Fr.*, 3: 17-29.
- ALMÉRAS, Y., BECAUD, M. & COUGNON, M. (2010). Brachiopodes liasiques de la bordure sud du Massif Armoricaïn (Vendée, Deux-Sèvres: France): Paléontologie et Chronostratigraphie. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, 1<sup>ère</sup> suppl. hors-sér., 1: 1-131.
- ALMÉRAS, Y., BOULLIER, A. & LAURIN, B. (1991). Les Zones de Brachiopodes du Jurassique en France. *Ann. Sci. Univ. Franche-Comté, Besançon, Geol.*, ser. 4, 10 (1990): 3-30.
- ALMÉRAS, Y., BOULLIER, A. & LAURIN, B. (1997). Zonation du Jurassique français par les Brachiopodes. In: E. CARIU & P. HANTZPERGUE (coord.): *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des Invertébrés et microfossiles*. *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, 17: 169-195.
- ALMÉRAS, Y. & ELM, S. (1984). Fluctuations des peuplements d'ammonites et des brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Boll. Soc. Paleontol. Ital.*, 21 (2-3): 169-188.
- ALMÉRAS, Y. & ELM, S. (1985). Le contrôle des peuplements de brachiopodes: comparación des dones du Jurassique et de l'Actuel. *Ann. Soc. Géol. Nord.*, 104: 127-140.
- ALMÉRAS, Y. & ELM, S. (1987). Évolution des peuplements de brachiopodes en fonction de l'environnement dan le Lias ardéchois. *Cah. Inst. Catholique Lyon, Sci.*, 1: 21-56.
- ALMÉRAS, Y. & ELM, S. (1993). Palaeogeography, physiography, palaeoenvironments and brachiopod communities. Example of the Liassic brachiopoda in the Western Tethys. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 100 (1-2): 95-108.

- ALMÉRAS, Y., ELMI, S. & FAURÉ, PH. (2007). Les brachiopodes liasiques d'Algérie occidentale. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 163: 1-241.
- ALMÉRAS, Y. & FAURÉ, PH. (1990). Histoire des Brachiopodes liasiques dans la Téthys occidentale: les crises et l'écologie. *Cah. Univ. Catholique Lyon, Sci.*, 4: 1-12.
- ALMÉRAS, Y. & FAURÉ, PH. (2000). Les Brachiopodes liasiques des Pyrénées. Paléontologie, biostratigraphie, paléobiogeographie et paleoenvironnements. *Strata*, sér. 2, 36: 1-395.
- ALMÉRAS, Y. & MOULAN, G. (1982). Les Térébratulidés liasiques de Provence. Paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie, phylogénie. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 86: 1-365.
- ALMÉRAS, Y. & MOULAN, G. (1988). Les Térébratulidés du Dogger provençal (Paléontologie, biostratigraphie, phylogénie, paléoécologie). *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 101: 1-277.
- ALMÉRAS, Y., MOUTERDE, R., BENEST, M., ELMI, S. & BASSOULLET, J.P. (1996). Les Brachiopodes toarciens de la rampe carbonatée de Thomar (Portugal). *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 138: 125-191.
- ALONSO, I. & GÓMEZ VELASCO, J. (1980). Estudio geológico y paleontológico del Jurásico del borde Norte de la Sierra de la Demanda. Berceo, CSIC, Inst. Estud. Riojanos, Logroño: 39-101
- ALONSO, A, GÓMEZ-VELASCO, J. & SEQUEIROS, L. (1981). Precisiones bioestratigráficas del Lías (Lotharingense-Carixiense-Domeriense) de Muro de Aguas (Sierra de la Demanda, Provincia de Logroño). *Cuad. Geol. Univ. Granada*, 10: 43-53.
- ÁLVAREZ, F. (1990). Devonian athyrid brachiopods from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Biostratigr. Paléozoïque*, 11: 1-311.
- ÁLVAREZ, F., BRUNTON, C.H.C. & CARLSON, S.J. (2008). Orientations of the valves when presenting serial sections of post-Palaeozoic brachiopods: tradition and utility *versus* the revised Treatise: a reply to Motchurova-Dekova, Radulović and Bitner. *Lethaia*, 41: 497-498.
- ÁLVAREZ, F. & MARTÍNEZ CHACÓN, M.L. (2009). Braquiópodos. *In*: MARTÍNEZ CHACÓN, M.L & RIVAS, P. (Eds): *Paleontología de Invertebrados*. Ediciones de la Universidad de Oviedo, Oviedo: 377-419.
- ÁLVARO, M. (1987). La subsidencia tectónica en la Cordillera Ibérica durante el Mesozoico. *Geogaceta*, 3: 34-37.
- ÁLVARO, M., BARNOLAS, A., CABRA, P., COMAS-RENGIFO, M.J., FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S., GOY, A., DEL OLMO, P., RAMÍREZ DEL POZO, J., SIMO, A. & URETA, S. (1989). El Jurásico de Mallorca (Islas Baleares). *Cuad. Geol. Ibérica*, 13: 67-120.
- ÁLVARO, M., CAPOTE, R. & VEGAS, R. (1979). Un modelo de evolución geotectónica para la cadena Celtibérica. *Acta Geol. Hisp.*, 14: 172-177.
- AMEUR, M. (1999). Histoire d'une plate-forme carbonatée de la marge sud-téthysienne: l'autochtone des Traras (Algérie occidentale) du Trias supérieur jusqu'au Bathonien moyen. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 150: 1-399.

- ANDRADE, B. (2006). Los braquiópodos del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de la Cuenca Lusitánica (Portugal). *Col. Paleontol.*, 56: 5-194.
- ARCHE, A., COMAS-RENGIFO, M.J., GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1977). Evolución vertical de los sedimentos carbonatados del Lías medio y superior en Sierra Palomera (Teruel). *Estud. Geol.*, 33: 571-574.
- ARIAS, C. (1991). Asociaciones de ostrácodos del Domeriense superior y Toarciense inferior de la Cordillera Ibérica. *Col. Paleontol.*, 43: 79-99.
- ARIAS, C. (1995). *Los ostrácodos del Toarciense Inferior en la Cordillera Ibérica*. Tesis Doctoral. Facultad de CC. Geológicas, Univ. Complutense Madrid, 521 págs. (Inédita).
- ARIAS, C. (2006). Changes in ostracod provincialismo Turing the Early Toarcian in the European Epicontinental sea-western Tethys area. *Rev. Esp. Micropaleontol.*, 38 (2-3): 245-267.
- ARIAS, C. (2007). Pliensbachian-Toarcian ostracod biogeography in NW Europe: Evidence for watter mass straucture evolution. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 251: 398-421.
- ARIAS, C. (2009). Pliensbachian ostracods from the Préjano section, Sierra de la Demanda, Cordillera Ibérica. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, 252 (2): 181-206.
- ARIAS, C., COMAS-RENGIFO, M.J., GOY, A., HERRERO, C. & RUGET, CH. (1992). Variations dans les associations des brachiopodes, foraminifères et ostracodes du Toarcien basal dans le Secteur Central de la Cordillère Ibérique: un exemple dans La Rambla del Salto (Teruel, Espagne). *Cah. Inst. Catholique Lyon, Ser. Sci.*, 6: 5-25.
- ARIAS, C. & WHATLEY, R. (2004). Distribution patterns of Early Jurassic ostracod and possible communication routes across the European Epicontinental Sea: evidence changes in coean circulation patterns and its consequence to climate change. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, 232 (1): 1-55
- ARIAS, C. & WHATLEY, R. (2005). Palaeozoogeography of Western Europena Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ostracoda. *Geobios*, 38: 697-724.
- AZÉMA, J. (1977). Étude géologique des zones externes des Cordillères Bétiques aux confins des provinces d'Alicante et Murcie (Espagne). Thèse doctoral. Univ. Pierre et Marie Curie, París VI, 393 págs.
- BACHNOU, A. & BOUGHDIRI, M. (2005). Morphométrie des brachiopods par modélisation mathématique combine des traces ouvert et fermé. Exemple d'application parmi les Terebratulidae du Jurassique moyen. *Rev. Paléobiol.*, 24 (2): 789-802.
- BAEZA-CARRATALÁ, J.F. (2004). Revisión de la fauna de braquiópodos del Jurásico Inferior en el Cerro de la Cruz (La Romana, Alicante). Resultados preliminares. *Geo-Temas*, 7: 209-212.
- BAEZA-CARRATALÁ, J.F. (2005). Rinconélidos del Jurásico Inferior en la colección Jiménez de Cisneros. Descripción sistemática. Memoria DEA. Universidad de Alicante, 345 págs. (Inédita).

- BAEZA-CARRATALÁ, J.F. (2008). Patrimonio paleontológico en la colección Jiménez de Cisneros y su aplicación al estudio de los Braquiópodos del Jurásico Inferior en la Cordillera Bética Oriental (Provincias de Alicante y Norte de Murcia). Tesis Doctoral. Universidad de Alicante, 2 vol., 906 págs., 51 láms. (Inédita).
- BAEZA-CARRATALÁ, J.F., DULAI, A. & VÖRÖS, A. (2004). Revisión sistemática de la fauna de braquiópodos del Rincón de Egea. *Resúmenes Com. Excursión Simp. Homenaje D. Jiménez de Cisneros y Hervás*: 97-100.
- BAEZA-CARRATALÁ, J.F. & TENT-MANCLÚS, J.E (2004). Braquiópodos fósiles del Jurásico Inferior de la Sierra de los Frailes (Alicante). Resultados preliminares. *Geo-Temas*, 7: 213-216.
- BAEZA-CARRATALÁ, J.F., VÖRÖS, A., DULAI, A., TENT-MANCLÚS, J.E. & PEIRÓ, S. (2007). Brachiopod assemblages along the Lower-Middle Jurassic Transition in the Eastern Subbetic (Alicante, Spain). In: BRAGA, J.C., CHECA, A. & COMPANY, M. (Eds.): *XXIII Jornadas Soc. Esp. Paleontol., Libro de Resúmenes*. IGME y Univ. de Granada: 21-22.
- BAILEY, T.R., ROSENTHAL, Y., MACARTHUR, J.M., VAN DE SCHOOTBRUGGE, B. & THIRLWALL, M.F. (2003). Paleoceanographic changes of the Late Pliensbachian-early Toarcian interval: a possible link to the genesis of an oceanic anoxic event. *Earth and Planetary Science Letters*, 212: 307-320.
- BARRÓN, E., GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (2001). Dataciones con palinomorfos en los materiales del tránsito Triásico-Jurásico de Poza de la Sal (Burgos). *Publ. Sem. Paleontol. Zaragoza*, 5 (1): 46-55.
- BARRÓN, E. & GOY, A. (1994). Caracterización palinológica del tránsito Triásico/Jurásico en la región de Sigüenza (Guadalajara, España). *III Col. Estratigr. Paleogeogr. Pérmico y Triásico España, Cuenca*. Resúmenes: 13.
- BASSOULLET, J.P., POISSON, A., ELM, S., CECCA, F., BELLION, Y., GIRAUD, R., LE NINDRE, Y.M. & MANIVIT, J. (1993). Middle Toarcian Palaeoenvironments. In: DERCOURT, J., RICOU, L.E. & VRIELYNK, B. (Eds.): *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*. Beicip-Franlab, Rueil-Malmaison, Francia.
- BATALLER, J.R. (1922). El Jurásico de la provincia de Tarragona. *Trab. Mus. Cien. Nat. Barcelona, Ser. Geol.*, 29: 1-117.
- BATALLER, J.R. (1954). Enumeración de las especies nuevas del Triásico y Jurásico de España. *Estud. Geol.*, 10 (21): 49-77.
- BAUHIN, J. (1598). Historia novi et admirabilis fontis Balneique Bollensis in Ducatu Wirtembergico ad acidulas Goeppingenses... De Lapidibus variis... Cap. I: 1-55.
- BEHMEL, H. & GEYER, O.F. (1966). Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Juras von Ostspanien. III. Stratigraphie und Fossilführung im Unterjura von Albarracín (Provinz Teruel). *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, 124 (1): 1-52.
- BENHAMOU, M., ELM, S. & ALMÉRAS, Y. (2000). Age et contexte dynamique des Calcaires à brachiopods téthysiens (Zeilleriides multiplissées) du Grand Pic de l'Ouarsenis (Tell algérien). *CR Acad. Sci. Paris*, (2) 331: 717-623.

- BENIGNI, C. (1978). Revisione tassonomica dei Rhynchonellida liassici di Ra Stua (Belluno) e Fanes (Bolzano). *Riv. Ital. Paleontol.*, 84 (1): 121-168.
- BJERRUM, C.J., SURLYK, F., CALLOMON, J.H. & SLINGERLAND, R.L. (2001). Numerical paleoceanographic study of the Early Jurassic Transcontinental Lurasian Seaway. *Paleoceanography*, 16: 390-404.
- BÖCKH, J. (1874). Die geologischen Verhältnisse des südlichen Theiles des Bakony. II Theil. *Mitt. Jb. k. ung. Geol. Anst.*, 3: 1-180.
- BONARELLI, G. (1894). Contribuzione alla conoscenza del Giura-Lias lombardo. *Atti R. Acad. Sci. Torino*, 30: 1-18.
- BORDONABA, A.P. & AURELL, M. (2001). El Pliensbachense de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica: análisis secuencial. *Geotemas*, 3 (1): 89-92.
- BORDONABA, A.P. & AURELL, M. (2002). El Pliensbachense de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica: análisis de facies y establecimiento de secuencias. *J. Iber. Geol.*, 28: 31-44.
- BORDONABA, A.P., BADENAS, B. & AURELL, M. (2000). La Unidad de Almonacid de la Cuba en el sector de Obón a Castel de Cabra (Teruel). *Geotemas*, 1 (2): 163-166.
- BÖSE, E. (1897). Die mittelliasische Brachiopodenfauna der östlichen Nordalpen. *Palaeontographica*, ser. A, 44: 145-235.
- BOULE, M. & THEVENIN, A. (1906-1923). Types du Prodrome de Paléontologie Stratigraphique universelle de A. d'ORBIGNY. Tome 1: Silurien-Bathonien. *Ann. Paléontol.*, 1-12: 1-203.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. (1986). Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *PALAIOS*, 1: 207-227.
- BRUN, P. DE & MARCELIN, P. (1934). Étude stratigraphique des Petits Causses des environs de Florac (Lozère). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 66 (3-4): 377-491.
- BRUN, P. DE & VEDEL, L. (1919-1926). Étude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix (Gard). 2<sup>ème</sup> partie: Lias inférieur et moyen. *Bull. Soc. Etud. Sci. Nat. Nîmes*, 42-45: 1-134.
- BUCH, L. VON (1835). Über Terebrateln, mit einem Versuch sie zu classificiren und zu beschreiben. *Phys. Abh. Akad. Wiss.*, Berlin, 124 págs.
- BUCH, L. VON (1838). Essai d'une classification et d'une descriptions des térébratules. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, ser. 1, 3 (6): 105-238.
- BUCKMAN, S.S. (1883). The Brachiopoda from the Inferior Oolite of Dorset and a portion of Somerset. *Proc. Dorset Nat. Hist. Antiq. Field. Club*, 4: 1-52.
- BUCKMAN, S.S. (1886). Some new species of Brachiopoda from the Inferior Oolite of the Cotteswolds. *Proc. Cotteswold Nat. F.C.*, 9: 38-43.

- BUCKMAN, S.S. (1901). Homoeomorphy among Jurassic Brachiopoda. *Proc. Cotteswold Nat. F.C.*, 13: 231-290.
- BUCKMAN, S.S. (1910). On certain Jurassic (Inferior Oolite) species of Ammonites and Brachiopods. *Q. J. Geol. Soc. London*, 66: 90-108.
- BUCKMAN, S.S. (1914). Genera of some Jurassic Brachiopoda. W. Wesley, London, 2 págs.
- BUCKMAN, S.S. (1915). The Brachiopoda of the Namyau Beds of Burma: Preliminary notice. *Rec. Geol. Survey India*, 45: 75-81.
- BUCKMAN, S.S. (1918). The Brachiopoda of the Namyau Beds; Northern Shan States, Burma. *Paleontol. Indica*, 3 (2): 1-299.
- BUCKMAN, S.S. (1922). Jurassic Chronology II. Preliminary Studies, with appendices by J.F. JACKSON, L.F. SPATH and others. *Q. J. Geol. Soc.*, London, 78: 378-457.
- BUCKMAN, S.S. (1927). Jurassic Chronology III. Some Faunal Horizons in Cornbrash. *Q. J. Geol. Soc.*, London, 83: 1-37.
- BULARD, P.F. & DELANCE, J.H. (1968). Brachiopodes et Stratigraphie du Lias près d'Os de Balaguer (Lérida, Espagne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 7, 10: 39-42.
- CALDERÓN, S. (1885). Ensayo orogénico sobre la meseta Central de España. *An. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 14: 131-172.
- CALVO, L. (1893). Geología de los alrededores de Albarracín. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 20: 30 págs.
- CALZADA, S. (1975). Braquiópodos infracretácicos del Levante español. *Trab. Mus. Geol. Seminario Barcelona*, 14: 1-86.
- CALZADA, S. (1979). Niveles de braquiópodos del Lías de Camarasa (Lérida). *Cuad. Geol. Univ. Granada*, 10: 197-211.
- CALZADA, S. (1983). Sobre tres variedades de *Sphaeroidothyris jauberti* (DESLONGACHAMPS) (Braquiópodo del Lías español). *Trab. Mus. Geol. Seminario Barcelona*, 106: 1-15.
- CALZADA, S. (1984). Sobre algunos braquiópodos liásicos. *Bol. Geol. Min.*, 95-96: 540-552.
- CALZADA, S. & URQUIOLA, M. (1997). Primer suplemento al catálogo de holotipos del Museo Geológico del Seminario de Barcelona. *Scripta Mus. Geol. Seminario Barcinonensis*, 228: 1-40.
- CALLOMON, J.H. (1979). Marine boreal Bathonian fossils from the northern North Sea and their palaeogeographical significance. *Proc. Geo. Assoc. Lond.*, 90:163-169.
- CANEROT, J. (1979). Les Ibérides: essai de synthèse structurale. Homenaje a Lluís Soler Sabaris. *Acta Geol. Hisp.*, 14: 167-171.

- CANEROT, J. (1991). Comparative study of the Eastern Iberides (Spain) and the Western Pyrenees (France). Mesozoic basins. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 587: 1-28.
- CAPOTE, R., DÍAZ, M., GABALDÓN, V., GÓMEZ, J.J., SÁNCHEZ DE LA TORRE, L., RUIZ, P., ROSSELL, J., SOPEÑA, A. & YÉBENES, A. (1982). Evolución sedimentológica y tectónica del Ciclo Alpino en el tercio noroccidental de la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica. *Temas Geol.-Min.*, 5: 1-290.
- CARIOU, E., CONTINI, D., DOMMERGUES, J.L., ENAY, R., GEYSSANT, J.R., MANGOLD, C. & THIERRY, J. (1985). Biogéographie des Ammonites et evolution stracturale de la Téthys au cours du Jurassique. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5: 679-697
- CASAS, A.M. & GIL-IMAZ, A. (1995). Evidence for Mesozoic compression in the northern Iberian Plate; relationships between cleavage, folding and metamorphism. *Terra Abstracts*, 7: 1-178.
- CASTEL, C. (1881). Descripción geológica de la provincia de Guadalajara. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 8: 157-264.
- CASTELL, J., CONCHA, S. DE LA & REVILLA, J. DE LA (1956). Mapa Geológico de España, 1:50.00. Explicación de la Hoja nº 462, Maranchón (Guadalajara). *IGME*, Madrid.
- CASTILLO-HERRADOR, F. (1974). Le Trias évaporitique des bassins de la Vallée de l'Ebre et de Cuenca. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 7, 16: 666-675.
- CHAPUIS, F. & DEWALQUE, G. (1853). Descriptions des fossiles des terrains secondaires de la province de Luxembourg. *Mem. cour. et mem. sav. etrang., Acad. Roy. Sci. Lett. Beaux-arts*, Belg., 25: 1-303.
- CHARLES, R.P. (1948). Le Lias de la Basse Provence Occidentale. Étude paléontologique et paléobiologique. *Thèse Doctoral*. Univ. Aix-Marseille, 207 págs., 27 figs., 10 láms.
- CHARLES, R.P. (1950). Les Brachiopodes jurassiques de Basse Provence Occidentale. Étages méso et suprajurassiques. *Mém. Soc. Et. Paleontol Palethnograph. Provence*, 3 (5): 36 págs.
- CHOFFAT, P. (1880). Étude stratigraphique et paléontologique des terrains jurassiques du Portugal. 1<sup>ère</sup> livre: Le Lias et e Dogger au Nord du Tage. *Trav. Géol. Portugal*: 1-72.
- CHOFFAT, P. (1908). Contribution à la connaissance du Lias et du Dogger de la region de Thomar. *Com. Serv. Geol. Portugal*, 7: 140-167.
- CHOFFAT, P. (1947). Description de la faune jurassique du Portugal. Brachiopodes. *Serv. Geol. Portugal*, Lisboa, 46 págs.
- CLUTSON, M.J. (1979). A study of some Early Jurassic Brachiopoda from the Central Spanish Pyrenées. *Ph.D. Thesis. College of Swansea*, Univ. Wales. (Inédita).
- COLÁS GRACIA, J. (2008). Utilización de peels de acetato en el estudio de la microestructura de la concha de braquiópodos mediante microscopio electrónico de barrido (SEM). *Paleontol. Nova* SEPAZ, 8: 175-182.



- CÓLERA, I., RIVAS, P., SEQUEIROS, L. & VALENZUELA, R. (1978). Algunos *Metaderoceras* (Ammonitina) del Lías inferior de Almonacid de la Cuba (provincia de Zaragoza, Cordillera Ibérica). *Estud. Geol.*, 34: 309-317.
- COLOM, G. (1942). Sobre nuevos hallazgos de yacimientos fosilíferos del Lías medio y superior de la Sierra Norte de Mallorca. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 40: 221-262.
- COMAS-RENGIFO, M.J. (1981). El Pliensbachense en Castrovido (Burgos). *Cuad. Geol. Univ. Granada*, 10: 219-227.
- COMAS-RENGIFO, M.J. (1982). El Pliensbachense de la Cordillera Ibérica. *Tesis Doctoral. Fac. CC. Geol., Univ. Complutense Madrid*, 591 págs. (Publicada en 1985).
- COMAS-RENGIFO, M.J., ARIAS, C., GÓMEZ, J.J., GOY, A., HERRERO, C., OSETE, M.L. & PALENCIA, A. (2010). A Complementary Section for the Proposed Toarcian (Lower Jurassic) Global Stratotype: the Almonacid de la Cuba Section (Spain). *Stratigr. Geol. Correlation*, 18 (2): 133-152.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (2006). Spiriferinida (Brachiopoda) del Jurásico Inferior del NE y N de España: distribución y extinción durante el evento anóxico del Toarciense Inferior. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 101 (1-4): 147-157.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GARCÍA JORAL, F., GOY, A. & RODRIGO, A. (2008). Los Rhynchonellida (Brachiopoda) del Jurásico Inferior en la costa de Asturias (España). *Libro de Resúmenes de las XXIV Jornadas de la SEP*, Museo del Jurásico de Asturias, 261-262.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GÓMEZ, J.J., GOY, A., HERRERO, C., PERILLI, N. & RODRIGO, A. (1998). El Sinemuriense y el Pliensbachense de Alfara, Cordillera Costero-Catalana (Tarragona). *Cuad. Geol. Ibérica*, 24: 161-173.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GÓMEZ, J.J., GOY, A., HERRERO, C., PERILLI, N. & RODRIGO, A. (1999). El Jurásico Inferior en la sección de Almonacid de la Cuba (Sector Central de la Cordillera Ibérica, Zaragoza, España). *Cuad. Geol. Ibérica*, 25: 25-55.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GÓMEZ, J.J., GOY, A., OSETE, M.L. & PALENCIA-ORTAS, A. (2010). The base of the Toarcian Early Jurassic in the Almonacid de la Cuba section (Spain). Ammonite biostratigraphy, magnetostratigraphy and isotope stratigraphy. *Episodes*, 33 (1): 15-22.
- COMAS-RENGIFO, M.J. & GOY, A. (1975). Estratigrafía y Paleontología del Jurásico de Ribarredonda (Guadalajara). *Estud. Geol.*, 31: 297-339.
- COMAS-RENGIFO, M.J. & GOY, A. (1978). El Pliensbachense y Toarciense en la Rambla del Salto (Sierra Palomera, Teruel). Grupo Español del Mesozoico. *Jurásico de la Cordillera Ibérica* (Extr. Guía de Excursiones), IV: 11 págs.
- COMAS-RENGIFO, M.J. & GOY, A. (2010). Caracterización biocronoestratigráfica del Sinemuriense Superior y el Pliensbachense entre los afloramientos de la Playa de Vega y Lastres (Asturias). *Guía de Campo V Congr. Jurásico España*, 10-18.

- COMAS-RENGIFO, M.J., GOY, A., ARCHE, A., CARENAS, B., LÓPEZ-GÓMEZ, J., RODRIGO, A., SEGURA, M. & URETA, S. (2007). El Mesozoico en el Sector Central de la Cordillera Ibérica. DÍAZ, E. & RÁBANO, I. (Eds.): *4<sup>th</sup> European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. Cuad. Mus. Geominero, 8: 435-485.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GOY, A., RIVAS, P. & YÉBENES, A. (1988). El Lías inferior y medio en la zona central de la Cuenca Vasco-Cantábrica (Camino, Santander). III Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Jurásico de España. Libro Guía de Excursiones. *Cien. Tierra. Geol.*, 11: 17-45.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GOY, A., RODRIGO, A. & URETA, S. (2008). Un paseo por la provincia de Guadalajara entre Pelegrina y Fuentelsaz. In: Calonge, A. & Rodríguez, M. (Eds.): *Geología de Guadalajara*. Obras Colectivas Ciencias, 3: 167-184.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GOY, A. & YÉBENES, A. (1985). Le Lias dans la Rambla del salto (Sierra Palomera, Teruel). *Strata*, ser. 1, 2: 122-142.
- COMAS-RENGIFO, M.J., GOY, A. & YÉBENES, A. (1988). El Lías en el sector suroccidental de la Sierra de la Demanda (Castrovido, Burgos). III Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Jurásico de España. Libro Guía de Excursiones. *Ciencias de la Tierra, Geología*, 11: 119-145.
- COMAS-RENGIFO, M.J. & YÉBENES, A. (1988). El Lías al sur de la Sierra de Urbión (Talveila, Soria). III Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Jurásico de España. Libro Guía de Excursiones. *Ciencias de la Tierra, Geología*, 11: 149-165.
- COOPER, G.A. (1959). Genera of Tertiary and recent rhynchonelloid brachiopods. *Smithson. Miscellaneous Coll.*, 135 (5): 1-90, lám. 1-22.
- CORTÁZAR, DE D. (1885). Bosquejo físico y geológico y minero de la provincia de Teruel. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 12: 1-345.
- CORTÁZAR, DE D. & PATO, M. (1882). Descripción física, geológica y agrológica de la provincia de Valencia. *Mem. Mapa Geol. España*, 9: 417 págs.
- CUBAYNES, R., BOUTET, C., DELFAUD, J. & FAURÉ, PH. (1984). La mégaséquence d'ouverture du Lias quercynois (bordure sud-ouest du Massif Central français). *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, 8 (2): 333-370.
- CURRY, G.B. (1984). Growth variability in a tertiary brachiopod from Antarctica: the significance for palaeoenvironmental reconstruction. *Geobios, Mém. Spec.*, 8: 47-51.
- CURRY, G.B. & ENDO, K. (1991). Migration of Brachiopod species in the North Atlantic in response to Holocene climatic change. *Geology*, 19 (11): 1101-1103.
- DAGYS, A.S. (1968). Jurassic and Lower Cretaceous brachiopods from North Siberia. *Akad. Nauk. SSSR, Sibbirkoe Otdelenie, Trudy Inst. Geol. Geofiz. Novosibirsk*, 41: 1-167.
- DAGYS, A.S. (1974). Triassic brachiopods (morphology, classification, phylogeny, stratigraphical significance and biogeography). *Akad. Nauk. SSSR, Sibbirkoe Otdelenie, Trudy Inst. Geol. Geofiz. Novosibirsk*, 214: 1-387.

- DARESTE DE LA CHAVANNE, J. (1920). Fósiles liasiques de la région de Guelma. *Bull. Carte Geol. Algérie* (1), Paléontol., 5: 1-72.
- DARESTE DE LA CHAVANNE, J. (1930). La région d'Oudja. Monographie paléontologique des faunes liasiques et jurassiques du Maroc nord-oriental. *Notes Mém. Serv. Min. Carte Géol. Maroc*, 16: 31-100.
- DAVIDSON, T. (1851-52). A Monograph of the British Fossil Brachiopoda. Vol. 1, part. 3. The Oolitic and Liassic Brachiopoda. *Paleontol. Soc.*, (1851): 1-64, láms. 1-13; (1852): 65-100, láms. 14-18.
- DAVIDSON, T. (1876-78). A Monograph of the British Fossil Brachiopoda. Vol. 4, part. 2. Supplement to the British Jurassic and Triassic Brachiopoda. *Paleontol. Soc.*, (1876): 73-144, láms. 9-16; (1878): 145-242, láms. 16-19.
- DAVIDSON, T. (1884). A Monograph of the British Fossil Brachiopoda. Appendix, catalogue and index of the british species. *Palaeontol. Soc.*, 38 (3): 243-576.
- DELANCE, J.H. (1969). Étude de quelques Brachiopodes liasiques du Nord-Est de l'Espagne. *Ann. Paléontol., Invertébrés*, 55 (1): 1-44.
- DELANCE, J.H. (1972). Problèmes posés par la variation géographique des espèces, leurs implications stratigraphiques. Exemples pris chez les Brachiopodes jurassiques. *Bur. Rech. Géol. Min. Mém.*, 77: 69-75.
- DELANCE, J.H. (1974a). Zeilleridés du Lias d'Europe Occidentale (Brachiopodes). Systématique des populations. Phylogénie. Biostratigraphie. *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 2: 1-408.
- DELANCE, J.H. (1974b). Utilisation de la regresión linéaire multiple en paléontologie systématique. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 16 (4): 341-345.
- DELANCE, J.H., FAURÉ, PH. & LAURIN, B. (1982). Distribution biostratigraphique des Brachiopodes du Lias des Corbières orientales (Aude). 9è R.A.S.T.: 192.
- DELANCE, J.H. & LAURIN, B. (1973). Septalium et enconche cardinale, deux dispositifs structuraux non homologues des brachiopodes mesozoïques. CR Hebd. Acad. Sci., 277 (21): 2337-2339.
- DERA, G., PELLENARD, P., NEIGE, P., DECONINCK, J.F., PUCÉAT, E. & DOMMERGUES, J.L. (2009). Distribution of clay minerals in Early Jurassic Peritethyan seas: Palaeoclimatic significance inferred from multiproxy comparisons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271: 39-51.
- DEREIMS, A. (1898). Recherches géologiques dans le sud de l'Aragon. *Thèse Doctorale, Fac. Sci. Paris. Ann. Hébert*, 2: 1-7 + 1-199.
- DESLONGCHAMPS, E.E. (1862-85). Paléontologie Française. Terrains jurassiques, Tomo 6: Brachiopodes. Paris, 448 págs.
- DOMMERGUES, J.L. (1982). Le provincialisme des Ammonites boréales au Lias moyen: une crisis faunique sous contrôle paléobiogéographique. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7 (5-6): 1047-1051.

- DOMMERGUES, J.L. (1987). L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien-Domérien basal) en Europe occidentale. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 98: 1-297.
- DOMMERGUES, J.L. & MEISTER, C. (1990). Les faunes d'ammonites liasiques de l'Austro alpin moyen dans les Alpes Rhétiques italiennes (Région de Livigno): biostratigraphie et implications paléogéographiques. *Rev. Paléobiol. Mus. Genève*, 9: 291-307.
- DOMMERGUES, J.L. & MEISTER, C. (1991). Area of mixed marine faunas between two major palaeogeographical realms, exemplified by the Early Jurassic late Sinemurian and Pliensbachian ammonites in the Alps. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 86 (3-4): 265-282.
- DOMMERGUES, J.L., MEISTER, C. & MOUTERDE, R. (1997). Pliensbachien. In: CARIOU, E. & HANTZERGUE, P. (Coord.). Biostratigraphie du Jurassique ouesteuropéen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles, Groupe Français d'études du Jurassique. *Bulletin du Centre Recherche Elf, Exploration et Production, mém.* 17, pp. 15-23, pp. 114-119.
- DONAYRE, F. (1874). Bosquejo de una descripción física y geológica de la provincia de Zaragoza. *Mem. Com. Mapa Geol. Esp.*, 1: 1-128.
- DROT, J. (1952). Révision des Rhynchonellidae du Lias des environs de Nancy. *D.E.S. Univ. Nancy*: 91 págs. (Inédito).
- DROT, J. (1952). Espèces nouvelles de Rhynchonellidae du Lias. *Bull. Soc. Géol. Fr*, ser. 6, 2: 57-65.
- DUBAR, G. (1925a). Étude sur le Lias des Pyrénées Françaises. *Mém. Soc. Géol. Nord.*, 9 (1): 1-332.
- DUBAR, G. (1925b). Sur les formations du Lias et du Jurassique supérieur dans les Asturies. *CR Acad. Sci. Paris*, 180: 215-219.
- DUBAR, G. (1931). Brachiopodes liasiques de Catalogne et des régions voisines. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, ser. 2, 31 (4): 103-180.
- DUBAR, G. (1942). Études paléontologiques sur le Lias du Maroc. Brachiopodes, térébratules et zeilléries multiples. *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, 57: 1-103.
- DUBAR, G. (1948). Études paléontologiques sur le Lias du Maroc. La faune domérienne du Jebel Bou-Dahar, près de Beni-Tajjite. *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, 68: 1-250.
- DUBAR, G. (1949). Carte geologique provisoire du Haut Atlas de Midelt. *Notes et Mém. Serv. Geol. du Maroc*, 59 bis: 1- 60.
- DULAI, A. (1992). The Early Sinemurian (Jurassic) brachiopod fauna of the Lókút Hill (Bakony Mts., Hungary). *Fragm. Min. Paleontol.*, 15: 41-94.
- DULAI, A. (1993). Hettangian (Early Jurassic) brachiopod fauna of the Bakony Mts. (Hungary). *Fragm. Min. Paleontol.*, 16: 27-50.

- DULAI, A. (2001). Diversification of Mediterranean Early Jurassic brachiopods after the end-Triassic mass extinction. New results from Hungary. *In: BRUNTON, C.H.C. COOKS, L.R.M. & LONG, S.L. (Eds.): Brachiopods Past and Present. Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 63: 411-423.
- DULAI, A. (2002). Hettangian and Early Sinemurian brachiopods of the Transdanubian Central Range (Hungary). I. Diversity, stratigraphic distribution, paleoecology, paleobiogeography, evolution. *A Bakony Term. -Tud. Kut. Eredm.*, 26: 1-112.
- DULAI, A. (2003). Hettangian and Early Sinemurian brachiopods of the Transdanubian Central Range (Hungary). II. Systematics descriptions. *A Bakony Term. -Tud. Kut. Eredm.*, 27: 1-144.
- DUMÉRIL, A. M. C. (1806). Zoologie analytique, ou méthode naturelle de classification des animaux, rendue plus facile à l'aide de tableaux synoptiques. Paris. (Allais): 344 págs.
- DUMORTIER, E. (1869). Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin de Rhône. 3<sup>ème</sup> partie: Lias moyen. *F. Savy Ed.*, Paris, 335 págs.
- DURANTEZ, O., SOLÉ, J., CASTIELLA, J. & VILLALOBOS, L. (1978). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 281 (Cervera del Río Alhama, La Rioja). IGME, Madrid.
- ELMI, S., ALMÉRAS, Y., AMEUR, M., ATROPS, F., BENHAMOU, M. & MOULAN, G. (1982). La dislocation des plates-formes carbonates liasiques en Méditerranée Occidentale et ses implications sur les échanges fauniques. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7 (24): 1007-1016.
- ELMI, S., ALMÉRAS, Y., AMEUR, M. & BENHAMOU, M. (1985). Précisions biostratigraphiques et paléoécologiques sur le Lias des environs de Tiffrit (Saïda, Algérie occidentale). *Cah. Inst. Catholique Lyon*, 14: 15-42.
- ELMI, S., ALMÉRAS, Y., BENHAMOU, M., MAROKA, A. & MEKAHLI, L. (2003). Biostratigraphie des brachiopods et âge carixien (Pliensbachien inférieur) des calcaires à grands bivalves en Algérie occidentale. *Geobios*, 36: 695-706.
- ELMI, S., ALMÉRAS, Y. & BENSHILI, K. (1991). Influence de l'évolution paléogéographique sur les peuplements au cours du Lias dans le Moyen-Atlas marocain. *Sci. Géol. Strasbourg*, 83: 115-131.
- EMIG, C.C. (1988). Les Brachiopodes actuels sont-ils indicateurs (paléo) bathymétriques? *Géol. Méditerr.*, 1: 65-71.
- ENAY, R. & MANGOLD, C. (1982). Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites du Jurassique. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7 (5-6): 1025-1046
- ENDO, K., REYMENT, R.A. & CURRY, G.B. (1995). Taxonomic relationships in Terebratulina (Brachiopoda) established by multivariate morphometrics. *Rev. Esp. Paleontol.*, 10 (1): 109-116.
- FALLOT, P. & BLANCHET, F. (1923). Observations sur la faune des terrains jurassiques de la région de Cardó et de Tortosa (Province de Tarragona). *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 1921-1922, (2): 69-263.

- FAURÉ, PH. (1981). Le Lias de la Nappe des Corbières orientales (Pyrénées navarro-languedociennes) (feuilles de Capendu, Leucate, Narbonne et Tuchan). *Bull. BRGM*, ser. 2, 1 (2): 135-151.
- FAURÉ, PH. (1984). Le Lias de la partie centro-orientale des Pyrénées espagnoles (Provinces de Huesca, Lérida et Barcelona). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 121: 23-37.
- FAURÉ, PH. (1987). Le Lias des Pyrénées basco-béarnaises françaises. Approche biostratigraphique et sédimentologique. *Strata*, ser. 1, 3: 27-48.
- FAURÉ, PH., ALMÉRAS, Y., SEKATNI, N. & ZARGOUNI, F. (2007). Le Pliensbachien de Jebel Zaghouan (Tunisie). Nouvelles données faunistiques. Implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques. *Geodiversitas*, 29 (4): 473-506.
- FAURÉ, PH., ESPURT, N. & ALMÉRAS, Y. (2004). Précisions stratigraphiques sur le Trias et le Lias des Sierras Marginales occidentales du Haut-Aragon (Province de Huesca, Espagne). Implications structurales. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 140: 53-69.
- FERRARI, A. & MANARA, C. (1972). Brachiopodi del Dogger inferiore di Monte Peller (Trentino). *Giorn. Geol.*, ser. 2, 28: 235-348.
- FERNÁNDEZ-ARIAS, C. (1989). *Los ostrácodos del Domeriense superior-Toarciense inferior de la Cordillera Ibérica*. Tesis de Licenciatura. Fac. CC. Geol., Univ. Complutense Madrid, 192 págs. (Inéd.).
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1998). Tafonomía y fosilización. In: MELÉNDEZ, B. (Ed.). *Tratado de Paleontología*, tomo I, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid: 51-107.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (2000). *Temas de Tafonomía*. Dpto. Paleontología, Univ. Complutense Madrid, 167 págs.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. & GÓMEZ, J.J. (2004). The Middle Jurassic Eastern margin of the Iberian platform system (Eastern Spain): Palaeogeography and biodispersal routes of ammonoids. *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.*, 110: 151-162.
- FIELDING, A.H. (2007). *Cluster and classification techniques for the Biosciences*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 246 págs.
- FISHER, R.A. (1936). The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugenics*, 7: 179-188.
- FLAMAND, G.B.M. (1911). Recherches géologiques et géographiques sur "Le haut-Pays de l'Oranie" et sur le Sahara (Algérie et Territoires du Sud). Thèse doctoral. Fac. Sci. Univ. Lyon, 47: 1-1001.
- FOSTER, M.W. (1989). Brachiopods from the extreme South Pacific and adjacent waters. *J. Paleontol.*, 63: 268-301.
- GAKOVIC, M. & TCHOUMATCHENCO, P. (1994). Jurassic brachiopods from the Dinarides (NE Herzegovina). *Geol. Balcan.*, 24 (3): 13-29.

- GALBRUN, B., BAUDIN, F., COMAS-RENGIFO, M.J., FOUCAULT, A., FOURCADE, E., GOY, A., MOUTERDE, R. & RUGET, CH. (1988). Résultats magnétostratigraphiques sur le Toarcien de la Sierra Palomera (Chaîne Ibérique, Espagne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, París, 8, IV (I): 193-198.
- GARCÍA, A., MAS, R., SEGURA, M., CARENAS, B., GARCÍA-HIDALGO, J.F., GIL, J., ALONSO, A., BURELL, M., BÁDENAS, B., BENITO, M.I., MELÉNDEZ, A. & SALAS, R. (2004). Cordillera Ibérica y Costero-Catalana. Segunda fase de post-rifting: Cretácico Superior. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid: 512-522.
- GARCÍA, J.P., RACHEBOEUF, P. & LAURIN, B. (1997). Implications des stratégies démographiques dans l'expression des innovations morphologiques chez les brachiopodes articulés. *Geobios, Mém. Spec.*, 21: 293-301.
- GARCÍA JORAL, F. (1981). Estudio Paleontológico de los braquiópodos del Toarciense Superior en el Sector Central de la Cordillera Ibérica. Tesis de Licenciatura (Inédita).
- GARCÍA JORAL, F. (1983). Caracterización de *Rhynchonelloidea goyi* n. sp. (Brachiopoda, Rhynchonellidae) del Toarciense superior de la Cordillera Ibérica (NE de España). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 80: 89-103.
- GARCÍA JORAL, F. (1986). Los braquiópodos del Aalenense de la Cordillera Ibérica. *Tesis Doctoral*. Univ. Complutense Madrid, 325 págs., 16 lám. (Inédita)
- GARCÍA JORAL, F. (2005). *Sphaeroidothyris uretae* sp. nov. (Brachiopoda, Terebratulida) del Aalenense Superior (Jurásico) del Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica (España). *Coloquios de Paleontología*, 55: 163-174.
- GARCÍA JORAL, F., GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (2011). Mass extinction and recovery of the Early Toarcian (Early Jurassic) brachiopods linked to climate change in Northern and Central Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 302 : 367-380.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (1984). Características de la fauna de braquiópodos del Toarciense superior en el Sector Central de la Cordillera Ibérica (Noreste de España). *Estud. Geol.*, 40: 55-59.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (1986). Variability and development in the *Rhynchonelloidea marini* ROUSS. populations from the Toarcian of the Iberian Range (NE Spain). In: RACHEBOEUF, P.R. & EMIG, C.C. (Eds.): *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 4: 289-299.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (1994). The associations of brachiopods from the Toarcian-Aalenian transition in the Fuentelsaz section (Iberian Range, Spain). En: *3<sup>ème</sup> Symposium International de Stratigraphie du Jurassique*. Poitiers, France. (E. Cariou & P. Hantzpergue, Eds.). *Géobios, Mém. Special*, 17: 223-228.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (1998). Los braquiópodos jurásicos en el "Aparato para la historia natural española" de José Torrubia (1754). *Geogaceta*, 24: 143-146.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (2000). Stratigraphic distribution of Toarcian brachiopods from the Iberian Range and its relation to depositional secuencias. *GeoResearch Forum*, 6: 381-386.

- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (2004). Caracterización de *Choffatirhynchia* nov. gen. (Brachiopoda, Rhynchonellida) en el Toarciense (Jurásico) del Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica (España). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 99 (1-4): 237-250.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (2009). Toarcian (Lower Jurassic) brachiopods in Asturias (Northern Spain): Stratigraphic distribution, critical events and palaeobiogeography. *Geobios*, 42: 255-264.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. (2010). Biozonas de Rhynchonellida (Brachiopoda) del Toarciense de las Cordilleras Ibérica y Cantábrica (España). *Com. V Congr. Jurásico España*, 65-72.
- GARCÍA JORAL, F., GOY, A. & URETA, S. (1990). Las sucesiones de braquiópodos en el tránsito Lías-Dogger en la Cordillera Ibérica. *Cuad. Geol. Ibérica*, 14: 55-65.
- GARCÍA SIÑERIZ, J. & KINDELAN Y DUANY, J.A. (1951). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (1ª serie). Explicación de la hoja nº 487 (Ledanca, Guadalajara). IGME, Madrid.
- GASPARD, D. (1997). Stratégies de fixation et de positionnement chez les brachiopodes. Relation avec le substrat. *Geobios, Mém. Spec.*, 21: 121-133.
- GEMMELLARO, G.G. (1874-1881). Sopra alcune faune giuresi e liasiche di Sicilia. Studi paleontologici. III: Sopra i fossili della zona con *Terebratula aspasia* Menegh. della provincia di Palermo e di Trapani. *Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo*, 10: 53-112.
- GEORGESCU, M.D. (1988). Brachiopodele liasice de la Suncuius (Antontonul de Bihor, Muntii Apuseni de Nord), I: Rhynchonellida si Spiriferida. *Comp. Muz. Judetean Bihor Oradea*, Extras din Crisia, 18: 627-637.
- GEORGESCU, M.D. (1990). An attempt to the correlation of the brachiopod biozones in the liassic deposits of the Northern Apuseni Mountains (Romania). *Muz. Tarii Crisurilor-Oradea. Extras din Crisia*, XX: 517-541.
- GEORGESCU, M.D. (1993). The Jurassic Brachiopoda of Romania and their paleobiogeographic value. In: PÁLFY, J. & VÖRÖS, A. (Eds.): *Mesozoic Brachipods of Alpine Europe*. Hung. Geol. Soc., Budapest, 41-48.
- GESNER, C. (1565). De Rerum Fossilium Lapidum et gemmarum maxime figuris & similitudinibus liber: non solum Medicis, sed omnibus rerum Naturae ac Philologiae Studiosis, utilis & jucundus futurus, Tiguri, 169 págs.
- GEYER, G. (1889). Ueber die liasischen Brachiopodenfauna des Hierlatz bei Hallstatt. *Abh. Geol. Reichsanstalt*, 15 (1): 1-88.
- GEYER, O. F. (1964). Die Typuslokalität die Pliensbachium in Württemberg (Südwestdeutschland). Col. Jurassique, Luxembourg, 1962. *CR. Mém.*, 161-167.
- GIL, G. & ZUBIETA, J.M. (1978). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 277 (Salas de los Infantes, Burgos). IGME.



- GIOVANNONI, M.A. (1983). Revisione critica di alcune specie di brachiopodi mesozoici europei conservati nel Museo del Servizio geologico d'Italia. *Boll. Serv. Geol. Ital.*, Roma, 102 (1981): 199-224.
- GÓMEZ, J.J. (1991). *Memoria explicativa de la Hoja nº 40 (Daroca) del Mapa Geológico de España a escala 1:200.000*, ITGE, Madrid, 31-82.
- GÓMEZ, J.J. & ARIAS, C. (2010). Rapid warming and ostracods mass extinction at the Lower Toarcian (Jurassic) of central Spain. *Marine Micropaleontology*, 79: 119-135.
- GÓMEZ, J.J. & CANALES, M.L. (2008). Geología y paisaje de Guadalajara. In: CALONGE, A. & RODRÍGUEZ, M. (Eds.): *Geología de Guadalajara*. Editorial Universidad Alcalá de Henares. Obras colectivas Ciencias, 3: 109-121.
- GÓMEZ, J.J., COMAS-RENGIFO, M.J. & GOY, A. (2003). Las unidades litoestratigráficas del Jurásico Inferior de las cordilleras Ibérica y Costero-Catalanas. *Rev. Soc. Geol. Esp.*, 16: 227-237.
- GÓMEZ, J.J., FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & GOY, A. (2004). Primera fase de post-rifting: Jurásico Inferior y Medio. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid, 495-503.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1979). Las unidades litoestratigráficas del Jurásico Medio y Superior en facies carbonatadas del Sector Levantino de la Cordillera Ibérica. *Estud. Geol.*, 35: 17-57.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1981). Evolución lateral de las unidades litoestratigráficas en facies carbonatadas de la Cordillera Ibérica. *Cuad. Geol. Univ. Granada*, 10: 83-93.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1997a). El tránsito Triásico-Jurásico en la sección de Decantadero (Lécera, Zaragoza). *Publ. Sem. Paleontol. Zaragoza*, 3: 21-30.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1997b). El Jurásico de la Cordillera Ibérica: estratigrafía secuencial y paleogeografía. *Com. IV Congr. Jurásico España*, 15-16.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1998). Las unidades litoestratigráficas del tránsito Triásico-Jurásico en la región de Lécera (Zaragoza). *Geogaceta*, 23: 63-66.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1999). Las unidades carbonatadas y evaporíticas del tránsito Triásico-Jurásico en la región de Lécera (Zaragoza). *Cuad. Geol. Ibérica*, 25: 15-25.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (2000). Sequential análisis of the Toarcian in the Northern and central-eastern part of the Iberian subplate. Spain. In: HALL R.L. & SMITH, L. (Eds.): *Advances in Jurassic Research 2000. GeoResearch Forum*, 6: 301-309.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (2002). The Lower Jurassic cycles and palaeogeographical evolution of the central portion of the Iberian Platform (Eastern Spain). *6<sup>th</sup> Inter. Symp. Jurassic System.*, 76-77.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (2004). Jurásico Inferior de las cordilleras Ibérica y Costero-Catalana. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid, 495-500.

- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (2005). Late Triassic-Lower Jurassic palaeogeographical evolution and cycles of the Western Tethys Iberian platform system (Eastern Spain). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 222: 77-94.
- GÓMEZ, J.J., GOY, A. & CANALES, M.L. (2008). Seawater temperature and carbon isotope variations in belemnites linked to mass extinction Durand the Toarcian (Early Jurassic) in Central and Northern Spain. Comparison with other European sections. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 258: 28-58.
- GOURION, A. (1960). Révision de certains Brachiopodes liasiques de l'Ouest de l'Algérie. *Publ. Serv. Carte Géol. Algérie*, 28: 61-148.
- GOY, A. (1971). El límite Pliensbachense-Toarciense en Establés (Guadalajara). *Estud. Geol.*, 27: 297-304.
- GOY, A. (1974a). *El Lías de la mitad norte de la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica. Tesis Doctoral*. Fac. CC. Geol., Univ. Complutense Madrid, 3 vol., XV+940 págs. (Inédita).
- GOY, A. (1974b). El Lías de la mitad norte de la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica. *Col. Paleontol.*, 26: 9-11. (resumen Tesis Doctoral).
- GOY, A., COMAS-RENGIFO, M.J. & GARCÍA JORAL, F. (1984). The Liassic Brachiopods of the Iberian Range (Spain): Stratigraphic distribution and biozonation. *Intern. Symp. Jurassic Stratigr.*, 1: 227-250.
- GOY, A., COMAS-RENGIFO, M.J., ARIAS, C., GARCÍA JORAL, F., GÓMEZ, J.J., HERRERO, C., MARTÍNEZ, G. & RODRIGO, A. (1997). El tránsito Pliensbachense/Toarciense en el Sector Central de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica (España). *Cah. Univ. Catholique Lyon*, 10: 159-179.
- GOY, A., GÓMEZ, J.J. & YÉBENES, A. (1976.). El Jurásico de la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica (mitad Norte). I. Unidades litoestratigráficas. *Estud. Geol.*, 32: 391-423.
- GOY, A. & ROBLES, F. (1971). Resultado de un estudio sobre braquiópodos liásicos del NE de Guadalajara. *1<sup>er</sup> Centenario R. Soc. Española Hist. Natural (Geol.)*, Vol. Espec. 1: 243-254. (Publicado en 1975).
- GOY, A. & ROBLES, F. (1975). El Jurásico de Turmiel (Guadalajara). *Estud. Geol.*, 31: 261-283.
- GOY, A. & SUÁREZ-VEGA, L.C. (1983). El Jurásico. In: *Libro Jubilar J.M. Ríos. Geología de España*, IGME, vol. 2: 62-79.
- GOY, A. & URETA, M. S. (1981). Bioestratigrafía del Aalenense en Préjano y Muro de Aguas. *Cuad. Geol. Univ. Granada*, 10: 107-119
- GRACIANSKY, P.C., JACQUIN, T. & HESSELBO, S.P. (1998). The Ligurian Cycle: an overview of Lower Jurassic 2<sup>nd</sup> order transgressive-regressive facies cycles in Western Europe. In: GRACIANSKY, P.C., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. (Eds.): *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. SEPM Spec. Publ.*, 60: 468-479.
- GRAY, J.E. (1848). On the arrangement of the Brachiopoda. *Ann. Hist. Nat. London*, ser. 2, 2: 435-440.

- GREGORIO DE, A. (1886). Monographie des fósiles de S. Vigilio du sous-horizon Grappin De Greg. (=zone à *Harpoceras murchisonae* Sow., *Harpoceras brifrons* Brug...). *Ann. Géol. Paléontol. Palermo*, 5: 1-34.
- GREGORIO DE, A. (1930). Monografia dei fossili Liassici di Monte San Giuliano conservati nel mio privato gabinetto geologico. *Ann. Géol. Paléontol. Palerme*, 53: 1-57.
- GUIMERÀ, J. (2004). La Rama Aragonesa. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid: 608-609.
- GUIMERÀ, J. & ÁLVARO, M. (1990). Structure et evolution de la compression alpine dans la Chaîne Iberique et la Chaîne côtière catalane (Espagne). *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 8 (2): 339-348.
- GUIMERÀ, J., DE VICENTE, G. & RODRÍGUEZ PASCUA, M.A. (2004). Cadenas con cobertera: las cadenas Ibérica y Costera catalana. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid: 610-612.
- HAAS, H.J. (1881). Monographie der Rhynchonelle der Juraformation von Elsass-Lothringen. Inaugural Dissertation. *Abh. Geol. Spez.-Karte Els.-Lothr*, 2: 7 + 1-84.
- HAAS, H.J. (1884). *Beiträge zur Kenntniss der Liasischen Brachiopodenfauna von Südtirol und Venetien*. Lipsius & Tischer edit., Kiel, 34 págs.
- HAAS, H.J. (1887). Étude monographique et critique des Brachiopodes rhétiens et jurassiques des Alpes Vaudoises et des contrées environnantes. Part 2. *Mém. Soc. Paléontol. Suisse, Genève*, 14: 67-126.
- HAAS, H.J. & PETRI, C. (1882). Die Brachiopoden der Juraformation von Elsass-Lothringen. *Abh. Geol. Spez.-Karte Els.-Lothr*, 2 (2): 1-320.
- HAIME, J. (1855). Notice sur la géologie de l'île Majorque. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 2, 12: 734-752.
- HALL, J. & CLARKE, J.M. (1893). An Introduction to the Study of the Genera of Palaeozoic Brachiopoda. *Palaeontol. NY*, 8 (2): 1-317.
- HALLAM, A. (1983). Early and mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the central-Atlantic seaway. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 43: 181-193.
- HALLAM, A. (1984). Continental humid and arid zones during the Jurassic and Cretaceous. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 47: 195-223.
- HAMMER, Ø. & HARPER, D.A.T. (2006). *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publising, Oxford, 351 págs.
- HERMITE, H. (1888). Estudios geológicos de las Islas Baleares (Mallorca y Menorca). *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 15: 1-241.
- HERNÁNDEZ, A., RAMÍREZ, J.I., OLÍVE, A. & MARTÍN-SERRANO, A. (1990). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 242 (Munilla, La Rioja). IGME, Madrid.

- HERRERO, C. (1991). Asociaciones de foraminíferos en el Toarciense inferior de la Rambla del Salto (Sierra Palomera, Teruel). *Rev. Esp. Micropaleontol.*, 23: 99-112.
- HERRERO, C. (1992). Los foraminíferos del Toarciense Inferior de la Cordillera Ibérica. *Tesis Doctoral (publicación de 1993). Colección Tesis Doctorales*, 87/93: 1-524. Editorial Complutense, Univ. Complutense Madrid.
- HESSELBO, S.P., JENKYN, H.C., DUARTE, L.V. & OLIVEIRA, L.C.V. (2007). Carbon-isotope record of the Early Jurassic (Toarcian) oceanic anoxic event from fossil wood and marine carbonate (Lusitanian Basin, Portugal). *Earth Planet. Sci. Lett.*, 253: 455-470.
- HOFFMAN, P., DEWEY, J.F. & BURKE, K. (1974). Aulacogen and their genetic relation to geosynclines with a Proterozoic example from Gratiot Lake (Canada). *SEPM Spec. Publ.*, 18: 38-55.
- HOTELLING, H. (1933). Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *J. Educ. Psychol.*, 24: 417-441, 498-520.
- IMBRIE, J. (1956). Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 102: 217-252.
- IÑESTA, M. (1988). Braquiópodos Liásicos del Cerro de la Cruz (La Romana, provincia de Alicante, España). *Mediterránea, Ser. Geol.*, 7: 45-64.
- IÑESTA, M. (1999). Catálogo de braquiópodos mesozoicos y cenozoicos depositados en la sección de Paleontología del Museo Histórico Municipal de Novelda (Alicante). *Noveldiana*, 4: 5-65.
- ITGE-IBERGESA (1974). Mapa de rocas industriales escala 1:200.000. Hoja nº 40 (Daroca). Serv. Publ. Ministerio de Industria, Madrid.
- JIMÉNEZ DE CISNEROS, D. (1904). Datos para el estudio del Sistema liásico en Asturias. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 4 (7): 298-305.
- JIMÉNEZ DE CISNEROS, D. (1918). Especies nuevas o poco conocidas de Braquiópodos liásicos del SE español. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 18: 319-322.
- JIMÉNEZ DE CISNEROS, D. (1920). Noticia acerca del encuentro de numerosos yacimientos del Liásico medio alpino en el SE de España. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 20: 226-236.
- JIMÉNEZ DE CISNEROS, D. (1927). El Liás alpino medio del SE de España. *CR XIV Congr. Geol. Int.*, part. 2: 625-636.
- JIN, J. (1989). Late Ordovician-Early Silurian rhynchonellid brachiopods from Anticosti Island, Quebec. *Biostratigr. Paléozoïque*, 10: 1-127.
- JULIVERT, M., FONTBOTE, J.M., RIBERO, A. & CONDE, L. (1972-74). Mapa tectónico de la Península Ibérica y Baleares. Esc. 1:1.000.000, IGME, 113 págs.
- KAESLER, R.L. Ed. (1997). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H (Brachiopoda). Revised*. Vol. 1: Introduction. Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Paleontol. Inst., 1-359.

- KAESLER, R.L. Ed. (2002). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H (Brachiopoda). Revised*. Vol. 4: Rhynchonelliformea (part). Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Paleontol. Inst., 921-1675.
- KHAIN, V.E. & MURATOV, M.V. (1968). Geosynclinal belts, orogenic belts, folded belts and their relation in time and space. 23<sup>th</sup> *Int. Geol. Congr.*, 3: 9-13.
- KITCHIN, F.L. (1900). The Jurassic fauna of Cutch. The Brachiopoda. *Mem. Geol. Surv. India, Paleontol. Indica*, ser. 9, 3 (1): 1-87.
- KOWALEWSKI, M., DULAI, A. & FÜRSICH, F.T. (1998). A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geology*, 26: 1091-1094.
- KOWALEWSKI, M., DYRESON, E., MARCOT, J.D., VARGAS, J.A., FLESSA, K.W. & HALLMAN, D.P. (1997). Phenetic discrimination of biometric singletons: paleobiological implications of morphospecies in the lingulida brachiopod *Glottidia*. *Paleobiology*, 23: 444-469.
- KUHN, O. (1949). *Lehrbuch der Paläozoologie*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 326 págs.
- LAMARCK, A. (1819). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. (1<sup>a</sup> ed.), 6 (1): 343 págs.
- LANG, W.D. (1913). The Lower Pliensbachian-Carixian of Charmouth. *Geol. Mag.*, 10: 401-412.
- LANQUINE, A. (1929). Le Lias et le Jurassique des chaînes provençales. Part 1. Le Lias et le Jurassique inférieur. *Bull. Carte Géol. Fr.*, 32 (173): 1-385.
- LAURIN, B. (1974). Étude sur la structure et la variabilité de l'espèce *Burmishynchia latiscensis* nov. sp. (Rhynchonellidae du Callovien inférieur de Bourgogne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 16 (4): 396-404.
- LAURIN, B. (1984). Les Rhynchonellidés des PLates-Formes du Jurassique Moyen en Europe Occidentale (Dynamique des populations - Évolution - Systématique). *Cah. Paléontol. (Invertébrés)*, CNRS, édit., París, 465 págs.
- LAURIN, B. (1989). Hétérochronies, variabilité morphologique et tendances évolutives chez les brachiopods jurassiques. *Geobios, Mém. Spec.*, 12: 257-267.
- LAURIN, B. & DAVID, B. (1990). Analysis of the shape changes among brachiopods by using landmarks. Application to the Jurassic Septaliphoria lineage. In: LEE, D.E & CAMPBELL, J.D. (Eds.): *Brachiopods through time*. Balkema, Rotterdam: 81-87.
- LAURIN, B. & GARCÍA JORAL, F. (1990). Miniaturization and heterochrony in *Homoeorhynchia meridionalis* and *H. cynocephala* (Brachiopoda, Rhynchonellidae) from the Jurassic of the Iberian Range, Spain. *Paleobiology*, 16 (1): 62-76.
- LENDÍNEZ GONZÁLEZ, A. & RUIZ FERNÁNDEZ DE LA LOPA, V. (1989). *Mapa geológico de España, esc.1:50.000 (2ª serie). Hoja 440 (Belchite)*. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía. ITGE, Madrid, 42 págs.
- LICHAREW, B.K. (1956). Nadsemeistvo Rhynchonellacea Gray, 1848 (Superfamily Rhynchonellacea Gray, 1848). In: KIPARISOVA, L.D., MARKOWSKII, B.P. & RADCHENKO,

- G.P. (Eds.) *Materialy po Paleontologii, Novye Semeistva I Rody (Materials for Paleontology, new families and genera)*. VSEGEI, *Paleontol.*, 12: 56-61.
- LOTZE, F. (1929). Stratigraphie und Tektonik des keltiberischen Grundgebirges (Spanien). *Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. [n.f.]*, 14: 143-462. (Traducido al español en *Publ. Extr. Geol. Esp.*, 8:1-313).
- LOZANO, R.P. & RODRIGO, A. (1998). Procesos de mineralización en fósiles del Cretácico Superior de Olozagutía (Navarra). *Bol. Geol. Min.*, 109 (3): 215-226.
- MAKRIDIN, V.P. (1955). Some Jurassic Rhynchonellidae from the European part of the U.R.S.S. (In Russian). *Zap. Geol. Fac. Kharlov.*, 12: 81-91.
- MAKRIDIN, V.P. (1964). Brachiopods from the Jurassic deposits of the Russian Platform and some adjoining regions. *Gorkii-Kharkov State Univ., Sci. Res. Sector Izdatel'stvo. "Nedra"*, 395 págs.
- MALOD, J.A. (1982). *Comparaison de l'évolution des marges continentales au Nord et au Sud de la Péninsule Ibérique*. Thèse Doctoral. Univ. París, 342 págs.
- MALLADA, L. (1875-91). Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España. Terreno Mesozoico, 1885 (Sistemas Triásico y Jurásico). *Bol. Com. Mapa Geol. España*, Tomo II: 1-150.
- MALLADA, L. (1882). Reconocimiento geológico de la provincia de Navarra. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 9: 1-64.
- MALLADA, L. (1892). Catálogo general de las especies fósiles encontradas en España. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 18: 1-253.
- MALLADA, L. (1902). Explicación del Mapa Geológico de España. Tomo 4 (Sistemas Permiano, Triásico, Liásico y Jurásico). *Mem. Inst. Geol. Min. España*, 22: 1-524.
- MANDL, G.W., DULAI, A., SCHLÖGL, J., SIBLIK, M., SZABÓ, J., SZENTE, I. & VÖRÖS, A. (2010). First results on stratigraphy and faunal content of the Jurassic between Bad Mitterndorf and Toplitzsee (Salzkammergut, Austria). *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 65: 77-134.
- MANCENIDO, M. (1990). The succession of Early Jurassic brachiopod faunas from Argentina: correlation and affinities. In: MCKINNON, D.I., LEE, D.E., CAMPBELL, J.D. (Eds.). *Brachiopods through Time*, Proceedings Second International Brachiopod Congress. A.A. Balkema, Rotterdam, págs. 397-404.
- MANCENIDO, M.O. (1991). The sucesión of Early Jurassic brachiopod faunas from Argentina; correlations and affinities. In: MC KINNON, D.I., LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (Eds.). *Brachiopods through time*. Balkema, Rotterdam, 397-404.
- MANCENIDO, M.O. (1993). Early Jurassic Brachiopods from Greece: a review. In: PALFY, J. & VÖRÖS, A. (Eds.): *Mesozoic Brachiopods of Alpine Europe*. Hung. Geol. Soc., Budapest: 79-100.

- MANCENIDO, M.O. (2002). Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context. *Geobios, Mém. Spec.*, 24: 176-192.
- MANCENIDO, M.O. & DAGYS, A.S. (1992). Brachiopods of the Circum-Pacific regions. *In: WESTERMANN, G.E.G (Ed.): The Jurassic of the Circum-Pacific. World Reg. Geol.*, 3: 328-333.
- MANCENIDO, M.O. & DAMBORENEA, S. (2008). Brachiopoda. CAMACHO, H.H. & LONGOBUCCO, M.I. (EDS.). *Los invertebrados fósiles*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Argentina, 243-292.
- MANCENIDO, M.O. & MOTCHUROVA-DEKOVA, N. (2010). A review of crural types, their relationships to shell microstructure and significance among post-palaeozoic rhynchonellida. *Special Papers in Palaeontology*, 84: 203-224.
- MANCENIDO, M.O. & OWEN, E.F. (2001). Post-Palaeozoic Rhynchonellida (Brachiopoda): classification and evolutionary background. *In: BRUNTON, C.H.C., COOKS, L.R.M. & LONG, S.L. (Eds.): Brachiopods Past and Present. Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 63: 189-200.
- MANCENIDO, M.O. & OWEN, E.F. (2002). Rhynchonelloidea: Subfamilia Gibbirhynchiinae. *In: KAESLER, R.L. (Ed.). Treatise of Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda Revised. Vol. 4. Rhynchonelliformea (part.). Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas: 1354-1358.*
- MANTEA, G., POPA, E. & IORDAN, M. (1982). Biostratigraphic data on the Eojurassic deposits in the Somesul Cald graben (The Bihor Mountains). *D.S. Inst. Geol. Geofiz*, 66 (1979): 63-87.
- MARTELLI, A. (1906). Brachiopodi del Dogger Montenegrino. *Bull. Soc. Geol. Ital.*, 25 (2): 281-319.
- MARTÍNEZ, G. (1992). Hammatoceratiinae (Ammonitina) del Toarciense Superior y Aalenense en la Cordillera Ibérica. *Colección Tesis Doctorales*. Univ. Complutense Madrid, 331 págs.
- MAS, R. & GARCÍA, A. (2004). Segunda fase de rifting: Jurásico Superior-Cretácico Inferior. *In: VERA, J.A. (Ed.): Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid, 503-510.
- MASSMANN, G., TICHOMIROWA, M., MERZ, C. & PEKDEGER, A. (2003). Sulfide oxidation and sulphate reduction in a shallow groundwater system (Oderbruch Aquifer, Germany). *Journal of Hydrology*, 278 (1-4): 231-243.
- MATTEI, J. (1971). Analyse des termes fossilifères domeriens dans Les Causses du Sud du Massif Central français. Essai d'étude biostratigraphique. Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1967. *Mém. B.R.G.M. Fr.*, 75: 547-556.
- MCCLEERY, R. H., WATT, T. A. & HART, T. (2007). *Introduction to Statistics for Biology*. Chapman & Hall/CRC, USA, 273 págs.
- McKILLUP, S. (2005). *Statistics explained. An introductory guide for life scientists*. Cambridge University Press, Cambridge, 267 págs.

- McKINNON, D.I. (1974). The shell structure of Spiriferide Brachiopoda. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, 25: 189-262.
- McKINNON, D.I. & WILLIAMS, A. (1974). Shell structure of the terebratulid brachiopods. *Palaeontology*, 17: 179-202
- MEISTER, C. & STAMPFLY, G. (2000). Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachian) de la Neotethys et des confins, compositions fauniques, affinités paléogéographiques et bioversité. *Rev. Paléobiol. Mus. Genève*, 19 (1): 227-292
- MELÉNDEZ, G. (1997). Ambientes sedimentarios y ecosistemas del Jurásico de la Cordillera Ibérica. V *Jornadas Aragonesas de Paleontología: vida y ambientes del Jurásico*, 57-89.
- MELÉNDEZ-HEVIA, F. (1971-73). Estudio geológico de la Serranía de Cuenca en relación a sus posibilidades petrolíferas. *Publ. Fac. CC., Sec. Geol. Ser. A*, nº 153-154. Tomos I y II. XV + 245 págs. Univ. Complutense Madrid.
- MELÉNDEZ HEVIA, F. & RAMÍREZ DEL POZO, J. (1972). El Jurásico de la serranía de Cuenca. *Bol. Geol. Min.*, 83-84: 313-343.
- MENSINK, H. (1965). Stratigraphie und Paläogeographie des marinen Jura in den nord westlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Beih. Geol. Jahrb.*, 44: 55-102.
- MOISSEEV, A. (1934). The Jurassic Brachiopoda of the Crimea and Caucasus. *Trans. Geol. Prosp. Serv. URSS*, 203: 213 págs.
- MOORE, R.C. Ed. (1965). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H (Brachiopoda)*. University Kansas Press, Lawrence, 925 págs.
- MORILLO-VELARDE, M.J. & MELÉNDEZ, F. (1981). El Jurásico de "La Alcarria" - "La Mancha". *Cuad. Geol. Univ. Granada*, 10: 149-166.
- MORSE, J.W., MILLERO, F.J., CORNWELL, J.C. & RICKARD, D. (1987). The chemistry of the hydrogen sulphide and iron sulphide systems in natural waters. *Earth-Science Reviews*, 24 (1): 1-42.
- MOTCHUROVA-DEKOVA, N., RADULOVIĆ, V. & BITNER, M.A. (2008). Orientations of the valves when presenting serial sections of post-Palaeozoic brachiopods: tradition and utility *versus* the revised Treatise. *Lethaia*, 41: 493-495.
- MOUTERDE, R. (1971a). Esquisse de l'évolution Biostratigraphique de la Peninsule Iberique au Jurassique. *Cuad. Geol. Ibérica*, 2: 21-31.
- MOUTERDE, R. (1971b). Una coupe du Lias aux confins des provinces de Teruel et de Saragosse. *Cuad. Geol. Ibérica*, 2: 345-354.
- MOUTERDE, R., DOMMERGUES, J.L. & ROCHA, R.B. (1983). Atlas des fossiles caractéristiques du Lias portugais. II. Carixien. *Ciêñ. Terra*, 7: 187-254.
- MOUTERDE, R., ROCHA, R.B. & RUGET, CH. (1971). Le Lias moyen et supérieur de la région de Tomar. *Bol. Soc. Geol. Portugal*, 55: 55-86.



- MUIR-WOOD, H.M. (1928). The Brachiopodes. In: LANG, W.D., SPATH, L.F., COX, L.R. & MUIR-WOOD, H.M. (Eds.): *The Belemnite Marls of Charmouth a series in the Lias of the Dorset Coast*. Q. J. Geol. Soc. London, 84 (2): 245-255.
- MUIR-WOOD, H.M. (1934). On the internal structure of some Mesozoic Brachiopoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)*, 223: 1-551.
- MUIR-WOOD, H.M. (1936). Brachiopoda from the Lower Lias, Green Ammonite Beds, of Dorset. *Q. J. Geol. Soc. London*, 92 (4): 472-487.
- MUIR-WOOD, H.M. (1939). Two new species of Brachiopoda from the Inferior Oolite, Lincolnshire Limestone. *Proc. Geol. Assoc.*, 50 (4): 476-486.
- MUIR-WOOD, H.M. (1955). A History of the Classification of the Phylum Brachiopoda. *British Museum Ed.*, London, 78: 1- 124.
- MUÑOZ, J. (1989). Caràcters morfològics de la closca dels Terebratulida i Rhynchonellida (Brachiopoda). *But. Inst. Cat. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, ser. 5, 56: 5-20.
- OGG, J.G., OGG, G. & GRADSTEIN, F.M. (2008). Jurassic period. In: *The Concise Geologic Time Scale*, Cambridge University Press, Cambridge: 108-115..
- OLIVET, J.L. (1978). *Nouveau modèle d'évolution de l'Atlantique nord et central*. Thèse Doctoral, Univ. Pau, 225 págs. (Inédita).
- OPPEL, A. (1856-58). Die Juraformation England's, Frankreichs und des Südwestlichen Deutschlands: nach ihren einzelnen Gliedern engetheilt und verglichen. Ebner & Seubert, Stuttgart, 857 págs.
- OPPEL, A. (1861). Ueber die Brachiopoden des untern Lias. *Z. Deut. Geol. Ges.*, 13 (4): 529-550.
- ORBIGNY, A. d' (1847-50). Paléontologie française: Description des Animaux Invertébrés. Vol. 4 (Brachiopodes). G. Masson, París: 390 págs.
- ORMÓS, E. (1937). A bakony Kékhegy alsóliászkori brachiopoda faunája. [Die Brachiopoden-Fauna der unteren Lias in Kékhegy (Bakonyerwald)]. *Közl. Debrec. Egvet. Ásv.-Földt. Int.*, 9: 1-45.
- OVCHARENKO, V.N. (1983). Iurskie Brakhiopody Pamira (Jurassic brachiopods of the Pamirs). *Akad. Nauk Tadzhikistana*, 2: 1-180.
- OWEN, E.F. & ROSE, E.P.F. (1997). Early Jurassic brachiopods from Gibraltar and their Tethyan affinities. *Palaeontology*, 40 (2): 497-513.
- PALACIOS, P. (1879). Reseña física y geológica de la parte N de la provincia de Guadalajara. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 6: 321-352.
- PALACIOS, P. (1890). Descripción física, geológica y agrológica de la provincia de Soria. *Mem. Com. Mapa Geol. España*, 16: 1-558.

- PALACIOS, P. (1892). Reseña geológica de la región meridional de la provincia de Zaragoza. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 19: 1-112.
- PARONA, C.F. (1880). Il Calcare liassico di Gozzano e i suoi fossili. *Atti R. Acad. Lincei*, 3ª ser., 8: 187-216.
- PARONA, C.F. (1884). Il Brachiopodi liassici di Saltrio e Arzo nelle Prealpi Lombarde. *Mem. R. Ist. Lombardo Sci. Lett.*, Milano, 15: 227-262.
- PARONA, C.F. (1892). Revisione della Fauna liasica di Gozzano in Piemonte. *Mem. R. Acad. Sci. Torino*, ser. 2, 43: 1-59.
- PARONA, C.F. & CANAVARI, E.M. (1880). Brachiopodi oolitici di alcune località dell'Italia Settentrionale. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat.*, 5 (2): 330-350.
- PEARSON, D.A.B. (1977). Rhaetian brachiopods of Europe. *Neue Dansk. Naturhist. Mus. Wien*, 1: 1-85.
- PÉREZ-LÓPEZ, A., SOLÉ DE PORTA, N. & ORTÍ, F. (1996). Facies carbonato-evaporíticas del Trías superior y tránsito al Lías en el Levante español: nuevas precisiones estratigráficas. *Cuad. Geol. Ibérica*, 20: 245-269.
- PIAZ, G. DAL. (1907). Sulla fauna liasica della tranze di Sospirolo. *Mém. Soc. Paléontol. Suisse, Genève*, 33 (1906): 33 págs.
- PICTET, F.J. (1853-57). *Traité de Paléontologie on histoire naturelle des animaux fossiles considérés dans leurs rapports zoologiques et géologiques*. Atlas, 110 láminas.
- POMPECKJ, J.F. (1906). Note sur les *Oxynoticeras* du Sinémurien supérieur de Portugal et remarques sur le genre *Oxynoticeras*. *Com. Serv. Geol. Portugal*, t. VI: 214-338.
- POULTON, T.P. & CALLOMON, J.H. (1977). A new species of trigoniid bivalve from the Boreal Bathonian (Jurassic) of central East Greenland. *Bull. Geol. Soc. Denmark*, 26: 155-159.
- PRINCIPI, P. (1910). Brachiopodi del Lias medio di Castel del Monte (presso Acquasparta). *Riv. Ital. Paleontol.*, 16 (3): 63-88.
- PROSOROVSKAYA, E.L. (1986). Brachiopod biozones in the Jurassic of the South U.S.S.R. In: P.R. RACHEBOEUF & EMIG, C.C. (Eds.): *Les Brachiopodes fósiles et actuels. Biostratigr. Paleozoïque*, 4: 357-361.
- PROSOROVSKAYA, E.L. (1993). Brachiopod subdivisions in the Jurassic of the Southern ex U.S.S.R. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 100 (1-2): 183-188.
- PROSOROVSKAYA, E.L. & VÖRÖS, A. (1988). Pliensbachian, Bajocian and Callovian Brachiopoda. In: RAKUS, M., CERCOURT, J & NAIRM, A.E.M. (Eds.): *Evolution of the Northern Margin of the Tethys. Mém. Soc. Géol. Fr.*, 154: 61-70, 85-91.
- QUENSTEDT, F.A. (1851-52). *Handbuch der Petrefaktenkunde*. 1ª ed., Editorial Laupp'sschen, Tübingen. (1851): 1-528, láms. 1-52; (1852): 529-792, láms. 53-62.

- QUENSTEDT, F.A. (1856-58). Der Jura. Editorial Laupp'sschen, Tübingen. (1856): 1-576, láms. 1-72; págs.; (1857): 577-823, láms. 73-100; (1858): 824-842.
- QUENSTEDT, F.A. (1868-71). Petrefaktenkunde Deutschlands. Die Brachiopoden, part. 1, Vol. 2. Fuess'Verlag (R. Reisland). Leipzig: 748 págs.
- QUINTERO, I., MANSILLA, H. & REY, R. (1978). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 348 (San Leonardo de Yagüe, Soria). IGME, Madrid.
- RADOVANOVIĆ, S. (1889). Beiträge zur Geologie und Palaeontologie ostserbiens. I. Die Liasablagerungen von Rgotina. *Ann. Géol. Pénins. balkan.*, 5 (2): 1-106.
- RADULOVIĆ, B., MOTCHUROVA-DEKOVA, N. & RADULOVIĆ, V. (2007). New Barremian rhynchonellide brachiopod genus from serbia and the shell microstructure of Tetrarhynchiidae. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52: 761-782.
- RAILEANU, G. & IORDAN, M. (1964). Studiul Brachiopodelor liasice din zona Svinita. *Stud. Cerc. Geol. Geof. Geogr. Ser. Geol.*, 9 (1): 3-24.
- RAMÍREZ, J.L., OLIVÉ, A., MOISSENET, E. & GABALDÓN, V. (1983). Mapa Geológico de España. Esc. 1:50.000 (2ª serie). Explicación de la hoja nº 541 (Santa Eulalia, Teruel). IGME, Madrid.
- RAU, K. (1905). Die Brachiopoden del mittleren Lias. Schwabens mit Ausschluss der Spiriferinen. *Geol. Paläontol. Abh.*, 10 (2): 263-355.
- RENZ, C. (1932). Brachiopoden des südschweizerischen und westgriechischen Lias. *Abhandl. der Schweizerischen Palaeont. Gessellsc.*, Basel, 52: 61 págs.
- REVERT, J. (1969). Les Brachiopodes de quelques gisements du Lias moyen des Causses (Le Tournadous-Les Petits Causses au S-E de Florac): étude biostratigraphique et paléontologique. Thèse de Doctorat, Université de Lyon. *Lab. Paléont. Lyon*, 391: 149 págs.
- REVERT, J. (1971). Les brachiopodes du Lias moyen du bassin des Causses. Étude biostratigraphique. *Geobios*, 4 (3): 199-221.
- REVERT, J. (1978). Analyse mathématique des populations de *Gibbirhynchia amalthei* (QUENSTEDT) du Lias des Causses. Un cas de polymorphisme chez les Brachiopodes. *Ann. Paléontol. Invert.*, 64 (2): 91-120.
- REVERT, J. & TCHOUMATCHENCO, P. (1973). Les zones de Brachiopodes du Lias en Bulgarie et dans le Sud de la France (Bassin des Causses): essai de corrélation. *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, 56: 181-193.
- REYMENT, R.A. (1969). A multivariate paleontological growth problema. *Biometrics*, 25 (1): 1-8.
- REYNÈS, P. (1868). Essai de géologie et paléontologie Aveyronnaises. Editorial J.B. Bailliere. París: 109 págs.
- RIBA, O. (1959). Estudio geológico de la Sierra de Albarracín. *CSIC Monografías*, 16: 1-283, 38 figs. Madrid.

- RICHARDSON, J.R. (1997). Ecology of articulated Brachiopods. In: KAESLER, R.L. (Ed.). The Geological Society of America & University of Kansas: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda, (Revised)*, Vol. 1., 441-460.
- RIDE, W.D.L., COGGER, H.G., DUPUIS, C., KRAUS, O., MINELLI, A., THOMPSON, F.C. & TUBBS, P.K. (1999). *Internacional Code of Zoological Nomenclatura (ICZN)*. 4ª edición. The International Trust for Zoological Nomenclature, Nat. Hist. Mus., London: 306 págs.
- RÍOS, L.M., BELTRÁN, F.J. & LANAJA, J.M. (1981). Mapa y memoria explicativa de la Hoja nº 467 (Muniesa). Mapa Geológico de España, escala 1:50.000 (2ª serie), IGME, Madrid.
- RODRÍGUEZ-SOTO, R. (1986). *Dactylioceratidae de la Zona Tenuicostatum en la Cordillera Ibérica*. Tesis de Licenciatura. Fac. CC. Geol., Univ. Complutense Madrid, 135 págs. (Inéd).
- ROLLIER, L. (1916-1919). Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) Jurassiques Celto-Souabes. *Mém. Soc. Paleontol. Suisse*, 41-44: 1-422.
- ROSALÉS, I., QUESADA, S. & ROBLES, S. (2004). Palotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites of the Basque-Cantabrian basin, Northern Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 203 : 253-275.
- ROTHPLETZ, A. (1886). Geologisch-palaeontologische Monographie der Vilser Alpen. *Palaeontographica*, 33: 1-180.
- ROUSSELLE, L. (1965). Rhynchonellidae, Terebratulidae et Zeilleriidae du Dogger marocain (Moyen-Atlas Septentrional, Hauts-Plateaux, Haut-Atlas). *Not. Mém. Serv. Geol. Maroc.*, 187: 1-168.
- ROUSSELLE, L. (1975). Distribution verticale des Rhynchonelles dans le Domérien et le Toarcien en Espagne (Chaîne Celtibérique orientale, Catalogne meridional), au Maroc (Prérif, Moyen Atlas, région d'Oudja) et en Algérie occidentale. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 7, 17 (5): 878-885.
- ROUSSELLE, L. & BISCH, J.P. (1967). Deux nouvelles espèces de Tetrarhynchiinae (Rhynchonelles) dans le Lias moyen du Causse moyen-atlasique (Maroc). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 7, 9 (5): 777-783.
- RUDWICK, M.J.S. (1970). *Living and Fossil Brachiopods*. Hutchinson Univ., London, 199 págs.
- RZHONSNITSKAYA, M.A. (1956). Systematization of Rhynchonellida. In: GUZMÁN, E. (Ed.): *Resúmenes de los trabajos presentados*. Int. Geol. Congr., México. Report 20: 125-126.
- SACCHI VIALLI, G. & CANTALUPPI, G. (1967). I nuovi fossili di Gozzano (Prealpi piemontesi). *Mem. Soc. It. Sc. Nat. y Museo civ. St. Nat. Milano*, 16 (2): 61-127.
- SALAS, R. & CASAS, A. (1993). Mesozoic extensional tectonics, stratigraphy and cristal evolution during the Alpine cycle of the eastern Iberian Basin. *Tectonophysics*, 228: 33-55.
- SALVADOR FIGUERAS, M. (2000). Análisis discriminante, [en línea]. *5campus.com, Estadística* <http://www.5campus.com/leccion/discr> 05/08/2010.

- SÁNCHEZ DE LA TORRE, L., ÁGÜEDA, J.A. & GOY, A. (1971). El Jurásico en el Sector Central de la Cordillera Ibérica. *Cuad. Geol. Ibérica*, 2: 309-320.
- SÁNCHEZ LOZANO, R. (1894). Breve noticia acerca de la geología de la provincia de Burgos. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 11: 74-79.
- SÁNCHEZ-MOYA, Y. & SOPEÑA, A. (2004). El Rift Mesozoico ibérico. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid: 484-522.
- SÁNCHEZ-MOYA, Y., SOPEÑA, A., MUÑOZ, A. & RAMOS, A. (1992). Consideraciones teóricas sobre el análisis de la subsidencia: aplicaciones a un caso real en el borde de la cuenca triásica. *Rev. Soc. Geol. Esp.*, 5: 21-40.
- SANDY, M.R. (1986). Brachiopod systematics and the transverse serial sectioning method: some recommendations for this technique and clarification of a taxonomic problem assisted by this method. In: RACHEBOEUF, P.R. & EMIG, C.C. (Eds.): *Les brachiopods fossils et actuels. Biostratigr. Paléozoïque*, 4: 143-151.
- SANDY, M.R. (1989). Preparation of serial sections. In: FELDMAN, R.M. (Ed.): *Paleotechniques. Paleontol. Soc. Spec. Publ.*, 4: 146-156.
- SAVAGE, N.M., MANCENIDO, M.O. & OWEN, E.F. (2002). Rhynchonellida. In: KAESLER, R.L. (Ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. Vol. 4: Rhynchonelliformea (part)*. Geol. Soc. Am. Univ. Kansas: 1027-1376.
- SCHLATTER, R. (1977). The biostratigraphy of the Lower Pliensbachian at the type locality (Pliensbach, Würtemberg, SW-Germany). *Stuttg. Beitr. Naturk.*, ser. B, 27: 1-29.
- SCHLOTHEIM, VON E.F. (1813). Beiträge zur Naturgeschichte des Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. *Leonard's Taschenbuch Min.*, 7: 3-134.
- SCHMIDT-EFFING, R. (1972). Der Jura Spaniens. Ein Überblick über literatur und neue Forschungs-Ergebnisse von etwa 1960 bis 1974. *Zbl. Geol. Paläontol.*, 1 (5-6): 231-283.
- SEEBACH, K. von (1864). Der Hannoversche Jura. Verlag von Wilhelm Hertz, Berlín, 158 págs, 10 láms.
- SEQUEIROS, L., CÓLERA, I., VALENZUELA, R. & SÁNCHEZ, I. (1978). Bioestratigrafía del Jurásico (Lías y Dogger) en el sector Belchite-Almonacid de la Cuba (provincia de Zaragoza, Cordillera Ibérica). *Estud. Geol.*, 34: 293-298.
- SHI, X. & GRANT, R.E. (1993). Jurassic rhynchonellids: internal structures and taxonomic revisions. *Smith. Contr. Paleobiol.*, 73: 1-190
- SIBLÍK, M. (1967a). New species of Domerian Rhynchonelloids from Slovakia. *Geol. Carpth.*, 18 (1): 151-168.
- SIBLÍK, M. (1967b). Tetrarhynchiinae et Cyclothyridinae du Domérien de Slovaquie. *Geol. Práce*, 46: 21-36.

- SIBLÍK, M. (1993). Lower Liassic Brachiopods from the Steinplatte-Kammerkökralm Area near Waidring (Northern Calcareous Alps, Salzburg). *Jb. Geol. B.A.*, 136 (4): 965-982.
- SIBLÍK, M. (2002). Liassic Brachiopods of the Northern Calcareous Alps and their Generic Attributions. *Anz. Österr. Akad. Wiss., Abt. I*, 136: 3-17
- SIBLÍK, M. (2008). A Jurassic brachiopod fauna from the Mitterwand area near Hallstatt (Upper Austria). *Jb. Geol. Bundesanst.*, 148 (1): 59-87.
- SMITH, P.L. (1983). The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography. *Can. J. Earth Sci.*, 20: 86-91.
- SMITH, P.L. & TIPPER, H.W. (1986). Plate tectonics and paleobiogeography: early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. *Palaios*, 1: 399-412.
- SMITH, P.L., WESTERMANN, G.E.G., STANLEY, G.D. & YANCEY, T.E. (1990). Paleobiogeography of the ancient Pacific. *Science*, 249: 680-681.
- SOLER, N. (1986). *Los Tetrarhynchiinae (Brachiopoda) del Pliensbachiano de la Cordillera Ibérica*. Tesis de Licenciatura. Fac. CC. Geol., Univ. Complutense Madrid, 261 págs. + 4 láms. (Inéd.).
- SOLER, N. & COMAS-RENGIFO, M.J. (1987). Tetrarhynchiinae (Rhynchonellida, Brachiopoda) del Pliensbachiano de la Cordillera Ibérica: precisiones sobre su distribución estratigráfica. *VIII Reun. Bien. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 433-440.
- SOPEÑA, A. & DE VICENTE, G. (2004). Cordilleras Ibérica y Costero Catalanas. Rasgos generales. In: VERA, J.A. (Ed.): *Geología de España*. Soc. Geol. España - IGME, Madrid: 467-470.
- SOUQUET, P. & MEDIAVILLA, F. (1976). Nouvelle hypothèse sur la formation des Pyrénées. *CR Acad. Sci. Paris*, 282: 239-242.
- SOWERBY, J. (1812-1822). *The Mineral Conchology of Great Britain*. Vol. 1-4 (pars). Meredith edit., London, 782 págs.
- SOWERBY, J. (1823-1845). *The Mineral Conchology of Great Britain*. Vol. 4 (pars)-7. Meredith edit., London, 492 págs.
- STANLEY, G.G. (1994). Late Paleozoic and early Mesozoic reef-building organisms and paleogeography: the Tethyan-North American connection. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 172: 69-75.
- STEFANO, G. DI (1884). Ueber die Brachiopoden des Unteroolithes von Monte San Giuliano bei Trapani (Sicilien). *Jahrb. k.k. geol. Reichsanstalt.*, 34 (4): 729-743.
- STEFANO, G. DI (1887). Sul Lias inferiore di Taormina e de suoi dintorni. *Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo*, 18: 46-184.
- STEFANO, G. DI (1891). Il Lias Medio del Monte San Giuliano (Erice) presso Trapani. *Atti Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania*, ser. 4, 3: 121-270.

- STILLE, H. (1931). Die Keltiberische Scheitelung. *Nachr. Ges. Wiss. Gött., Mat.-Phys. Kl.*, 10: 138-164.
- STRATHMAN, R.R. (1980). Why does a larva swim so long? *Paleobiology*, 6 (4): 373-376
- SUČIĆ-PROTIĆ, Z. (1969). Mesozoic Brachiopoda of Yugoslavia. Middle Liassic Brachiopoda of the Yugoslav Carpatho-Balkanids (Part I). Universidad de Belgrado, Yugoslavia, 215 págs.
- SUČIĆ-PROTIĆ, Z. (1971). Mesozoic Brachiopoda of Yugoslavia. Middle Liassic Brachiopoda of the Yugoslav Carpatho-Balkanids (Part II). Universidad de Belgrado, Yugoslavia, 150 págs.
- SUČIĆ-PROTIĆ, Z. (1985). Mesozoic Brachiopoda of Yugoslavia. Middle Liassic Brachiopoda of the Yugoslav Carpatho-Balkanids (Part III). *Palaeontol. Jugoslav.*, 32: 1-60.
- SUESS, E. (1861). Einige Bemerkungen über die secundären Brachiopoden Portugals. *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. Wien*, 42 (28): 589-594.
- TADDEI RUGGIERO, E. (1990). A study of damage evidence in brachiopod shells. In: MACKINNON, LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (Eds.). Balkema, Rotterdam. *Brachiopods through time*: 203-210.
- TATE, R. (1876). Class Palliobranchata. In: TATE, R. & BLAKE, J.F. (Eds.): (1876): 413-425.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1966). *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER), un brachiopode du Jurassique Inférieur près de v. Komstica, district de Geodec. *Trav. Géol. Bulgarie. (Paléontol.)*, 8: 11-19.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1971). Notes sur la repartition stratigraphique des brachiopodes du Jurassique dans les Balkanides centraux et occidentaux (Bulgarie). *Colloque du Jurassique. Luxembourg, 1967. Mém. BRGM*, 75: 183-187.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1972a). Repartition stratigraphique des brachiopodes du Jurassique Inférieur du Balkan central et occidental et du Kraite (Bulgarie). *Bull. Géol. Inst. Bulgarian Acad. Sci.*, 21: 63-84.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1972b). Thanatocenoses and biotopes lower Jurassic brachiopods in central and western Bulgaria. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 12 (4): 227-242.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1984). Les zones de Brachiopodes du Jurassique d'Algérie du Nord et leur corrélation avec les zones de Brachiopodes en Bulgarie. *Intern. Symp. Jurassic Stratigraphy*, Erlangen. *Geol. Surv. Denmark*, 3: 863-882.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1986). Répartition paléocéologique des Brachiopodes jurassiques dans les Monts de Tiaret et de l'Ouarsenis occidental (Algérie). In: RACHEBOEUF, P.R. & EMIG, C.C. (Eds.): Les Brachiopodes fossiles et actuels. *Biostratigr. Paléozoïque*, 4: 389-398.

- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1989). Brachiopodes des olistolithes jurassiques inférieurs et moyens de la Formation de Kotel (Stara Planina orientale, Bulgarie). I Rhynchonellida; II Spiriferida y Terebratulida. *Paleontol. Stratigr. Lithol.*, 27: 3-30.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1990). Brachiopodes des olistolithes jurassiques inférieurs et moyens de la Formation de Kotel (Stara Planina orientale, Bulgarie). I Rhynchonellida; II Spiriferida y Terebratulida. *Paleontol. Stratigr. Lithol.*, 28: 3-40.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1994). Brachiopodes du Jurassique Inférieur et Moyen du Kef Sidi Amar-massif culminant de l'Ouarsenis (Algérie du Nord). *Geol. Balkan.*, 24 (1): 25-61.
- TCHOUMATCHENCO, P.V. (1996). Zonation and palaeoecological distribution of Bulgarian Jurassic brachiopods. In: COOPER, P. & JIN, J. (Eds.): *Brachiopods*. Proceedings of the Third International Brachiopod Congress. Sudbury, Canadá. Ed. Balkema, Rotterdam: 269-274.
- TERMIER, H. & DUBAR, G. (1940). Carte géologique provisoire du Moyen-Atlas Septentrional: notice explicative. *Notes Mém. Serv. Geol. Maroc*, 24 bis: 1-74.
- TOMAŠOVÝCH, A. (2006). A new Early Jurassic Rhynchonellid Brachiopod from the western Tethys and implications for systematics of Rhynchonellids from the Triassic-Jurassic Boundary. *J. Paleontol.*, 80 (2): 212-228.
- TOMAŠOVÝCH, A., CARLSON, S.J. & LABARBERA, M. (2008). Ontogenetic niche shift in the brachiopod *Terebratalia transversa*: relationship between the loss of rotation ability and allometric growth. *Palaeontology*, 51 (6): 1471-1496.
- TONI, A. DE (1911). La fauna liasica di Vedana (Belluno). Parte 1: Brachiopodi. *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, Genève, 37: 1-29.
- TORRUBIA, P.J. (1754). *Aparato para la Historia Natural Española*. Tomo I. Edición facsímil publicada por el Instituto de Geología Económica (CSIC). GUTIÉRREZ MARCO, J.C. (Coord.). Madrid, 1994, 204 págs.
- TOWNEND, J. (2004). *Practical statistics for environmental and biological scientists*. Ed. Wiley, United Kingdom, 276 págs.
- TRICALINOS, J. (1928). Untersuchungen über den Bau der Keltiberischen Ketten der nordöstlichen Spaniens. *Z. Deutsch. Geöl. Ges.*, v. 80, fasc. 4: 409-482.
- UCHUPI, E. (1988). The Mesozoic-Cenozoic geologic evolution of Iberia, between Africa and Europa. *Rev. Soc. Geol. Esp.*, 1: 257-294.
- UPTON, C. (1905). Some Cotteswold Brachiopoda. *Proc. Cotswold Nat. F.C.*, 15 (2): 82-92.
- URETA, M. S. (1985). Bioestratigrafía y paleontología (Ammonitina) del Aalenense en el sector noroccidental de la Cordillera Ibérica. Tesis Doctoral. Fac. CC. Geol., Univ. Complutense Madrid, 452 págs.
- URETA, S. & GOY, A. (1986). El Aalenense en el área de Talveila (Soria). *Estud. Geol.*, 42: 331-339.



- URLICHS, M. (1977). The Lower Jurassic in Southwestern Germany. *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Ser. B, 24: 1-41.
- VALLADARES, I. (1976a). Sedimentología del Jurásico y Cretácico al Sur de la Sierra de la Demanda (provincias de Burgos y Soria). *Acta Salmant.*, Tesis de Ciencias (Resumen). Curso 1975/76, 16 págs.
- VALLADARES, I. (1976b). Estratigrafía del Jurásico marino en el sector suroccidental de la provincia de Burgos. *Studia Geol. Salmant.*, 11: 151-161.
- VALLADARES, I. (1980). Evolución de facies en el Jurásico calcáreo del sector suroccidental de la provincia de Burgos. *Studia Geol. Salmant.*, 16: 37-57.
- VERA, J.A. (editor) (2004). *Geología de España*. SGE-IGME, Madrid, 890 p.
- VERNEUIL, E. DE & COLLOMB, E. (1852). Coup d'oeil sur la constitution geologique de quelques provinces de l'Espagne. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 2, 10: 61-147.
- VIALARD, P. (1973). *Recherches sur le cycle Alpin Dans la Chaîne Ibérique Sud-Occidentale*. Tesis Doctoral. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 445 p.
- VILANOVA, J. (1863). Ensayo de descripción geognóstica de la provincia de Teruel en sus relaciones con la agricultura de la misma. *Junta de Estadística*, 213. págs.
- VINASSA DE REGNY, P. (1910). Fossili mesozoici delle Prealpi dell'Arzino. *Boll. R. Com. Geol. Ital.*, ser. 5, 41 (2): 173-200.
- VÖRÖS, A. (1973). Speculations on food supply and bathymetry in the Mediterranean Jurassic sea. *Ann. uni. Sci. Budapest, Sec. Geol.*, 16: 213-220.
- VÖRÖS, A. (1977). Provinciality of the Mediterranean Lower Jurassic brachiopod fauna: causes and plate tectonics implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 21: 1-16.
- VÖRÖS, A. (1983). The Pliensbachian brachiopods of the Bakony Mts. (Hungary): a stratigraphical study. *Frag. Min. Paleontol.*, 11: 29-39.
- VÖRÖS, A. (1984). Pliensbachian brachiopod zones in the Bakony Mts. (Hungary) and their correlation with other European areas. *Int. Symp. Jurassic Stratigr., Erlangen, Copenhagen*, 1: 295-301.
- VÖRÖS, A. (1986). Brachiopods paleoecology on a Tethyan Jurassic seamount (Pliensbachian, Bakony Mts., Hungary). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 57: 241-271.
- VÖRÖS, A. (1987). Pliensbachian brachiopod biogeography of the "Mediterranean microcontinent". *Acta Geol. Hung.*, 30 (1-2): 59-80.
- VÖRÖS, A. (1993a). Jurassic Brachiopods of the Bakony Mts. (Hungary): global and local effects on changing diversity. In: PALFY J. & VÖRÖS, A. (Eds.): *Mesozoic Brachiopods of Alpine Europe*. Hung. Geol. Soc. Budapest, 179-187.

- VÖRÖS, A. (1993b). Jurassic microplate movements and brachiopod migrations in the western part of the Tethys. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 100: 125-145.
- VÖRÖS, A. (1994). Umbrian Liassic brachiopods in Hungary: review and comparison. *Paleopelagos Spec. Public.*, 1: 357-366.
- VÖRÖS, A. (2001). Paleobiogeographical analysis: a tool for the reconstruction of Mesozoic Tethyan and Penninic basins. *Acta Geol. Hung.*, 44/2-3: 145-158.
- VÖRÖS, A. (2005). The smooth brachiopods of the Mediterranean Jurassic: Refugees or invaders? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 223: 222-242.
- VÖRÖS, A. (2009). The Pliensbachian brachiopods of the Bakony Mountains (Hungary). *Geol. Hung., Ser. Palaeontol.*, 58: 1-300.
- VÖRÖS, A. & DULAI, A. (2007). Jurassic Brachiopods of the Transdanubian Range (Hungary): stratigraphical distribution and diversity changes. *Frag. Palaeontol. Hung.*, 24-25: 51-68.
- VÖRÖS, A., SZABÓ, J., DULAI, A., SZENTE, I., EBLI, O. & LOBITZER, H. (2003). Early Jurassic fauna and facies of the Schafberg area (Salkammergut, Austria). *Frag. Palaeontol. Hung.*, 21: 51-82.
- WEBSTER, M. & HUGHES, N.C. (1999). Compaction-related deformation in well-preserved Cambrian olenelloid trilobites and its implications for fossil morphometry. *J. Paleontol.*, 73: 355-371.
- WEES, VAN J.D., ARCHE, A., BEJDORFF, C.G. & LÓPEZ-GÓMEZ, J. (2002). Temporal and spatial variations in tectonic subsidence in the Iberian Basin (eastern Spain): inferences from automated forward modelling of high-resolution stratigraphy (Permian-Mesozoic). *Tectonophysics*, 300: 285-310.
- WESTERMANN, G.E.G. (1993). Global bio-events in mid-Jurassic ammonites controlled by seaways. In: HOUSE, M.R. (edit.). *The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change, System Assoc. Spec. Vol.*, 47: 187-226.
- WESTERMANN, G.E.G. (2000a). Biochora classifications and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 158: 1-13.
- WESTERMANN, G.E.G. (2000b). Marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 163: 49-68.
- WILLIAMS, A. (1965). Techniques for preparation of fossil and living brachiopods. In: MOORE, R.C. (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda*. Geological Society of America & University of Kansas, 251-256.
- WILLIAMS, A. (1966). Growth and structure of living articulate brachiopods. *Nature*, 211: 1146-1148.
- WILLIAMS, A. (1968). Evolution of the shell structure of articulate brachiopods. *Spec. Pap. Paleontol.*, 2: 1-55.

- WILLIAMS, A. (1971). Comments on the growth of the shell of Articulate brachiopods. *Smith. Contrib. Paleobiol.*, 3: 47-67.
- WILLIAMS, A., CARLSON, S.J., BRUNTON, C.H.C., HOLMER, L.E. & POPOV, L.E. (1996). A supra-ordinal classification of the Brachiopoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, 351: 1171-1193.
- WISNIEWSKA, M. (1932). Les Rhynchonellides du Jurasique supérieur de Pologne. *Palaeontol. Pol.*, 2: 1-71.
- XU, G. (1990). Phenetic-cladistic systematics and Geographic patterns of Triassic rhynchonellids. In: BRUNTON, C.H.C. COOKS, L.R.M. & LONG, S.L. (Eds.): *Brachiopods Past and Present. Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 63: 67-79.
- YÉBENES, A., GOY, A. & COMAS-RENGIFO, M.J. (1978). El Lías en el sector septentrional de la Rama castellana de la Cordillera Ibérica. *Grupo Español de Mesozoico, Jurásico Coord. Ib.* (Extr. Guía de Excursiones), 1: 1-29.
- YÉBENES, A., COMAS-RENGIFO, M.J., GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1988). Unidades tectosedimentarias en el Lías de la Cordillera Ibérica. *Abstract III Col. Estratigr. Paleogeogr. Jurásico España*: 108-108.
- ZARDINI, R. (1980). Geologica e fossili attorno a Cortina d'Ampezzo. "Le Alpi Venete", nº 1. *Ghedina edit.*, Cortina: 28 págs.
- ZIEGLER, P.A. (1988). Post-Hercynian plate reorganization in the Tethys and Arctic-North Atlantic domains. In: MANSPEIZER, W. (Ed.): *Triassic-Jurassic Rifting. Continental breakup and origin of the Atlantic Ocean and Passive Margin*. Part. 22B: 711-755.
- ZIEGLER, P.A. (1991). *Paleogeographic Atlas Project*. University of Chicago, Dept. Geophysical Sciences.
- ZIEGLER, P.A. (1992). *Geological Atlas of Western and Central Europe*. Elsevier, Ámsterdam, 130 págs.
- ZIETEN, C.H. VON (1830). Die Versteinerungen Württembergs. Expedition des Werkes unserer Zeit. Stuttgart, 102 págs.
- ZITTEL, K.A. (1869). Geologische Beobachtungen aus den Central-Apenninen. In: BENECKE K. (Ed.), *Geognost. Palaöntol. Beitr.*, 2: 91-178.

## **ANEXOS**

---

## ANEXO I: MATERIAL ESTUDIADO

Los 3.615 ejemplares estudiados en esta Tesis Doctoral están depositados en el Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, al igual que las secciones seriadas sobre las que se ha descrito la morfología interna de las especies identificadas. A continuación se relacionan todos los ejemplares a partir de su sigla, que contiene tres elementos de referencia que permiten identificar cada espécimen: en primer lugar, la abreviatura empleada para cada corte estratigráfico; en segundo lugar, el nivel del que procede el ejemplar, de acuerdo con la numeración utilizada en las columnas estratigráficas; por último, el número de orden del ejemplar dentro del nivel en que fue recogido. El nombre de la sección estratigráfica y el número de nivel van separados por un guion; el número de orden de cada ejemplar va separado del nivel por una barra inclinada. Para facilitar la lectura, los ejemplares seccionados de cada especie aparecen en cursiva y subrayados, y la abreviatura de cada sección de procedencia del material se ha señalado en negrita cuando se menciona por primera vez.

Las abreviaturas de las secciones estudiadas son las siguientes: en el Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica, CA es Castrovido, MA es Muro de Aguas, PR es Préjano y TV es Talveila; en la Rama Castellana, OL es La Ventosa del Ducado (las siglas OL hacen referencia a Olmedillas, localidad próxima al corte), RE es Renales y TU es Turmiel; en la Rama Aragonesa, 1CU es Almonacid de la Cuba 1, 2CU es Almonacid de la Cuba 2 y SP es Sierra Palomera.

*Cirpa cf. briseis* (4 ejemplares): **CA-242/5**, 6, 13; CA-252/3.

*Furcirhynchia furcata* (4 ejemplares): **CA-326/1**, 2, 3 y 4.

*Squamirhynchia aff. squamiplex* (5 ejemplares): **OL-20(+0,34)/2**, 3, 4, 5 y 6.

*Tetrahynchia dunrobinensis* (948 ejemplares): **CA-2/1**, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42; CA-4/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12; CA-6/1; CA-8/1, 2, 3, 4, 5, 6; CA-10/1, 2, 3, 4, 5; CA-14/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14; CA-16/1; CA-18/1, 2, 3, 4; CA-19/1; CA-20/1, 2; CA-22/1; CA-29/1; CA-30/1; CA-31/1, 2; CA-52/1; CA-64/4, 7; CA-117/1; CA-214/2, 12, 14, 16, 25, 27, 28, 29; CA-215/3, 5, 6, 9, 11, 14, 15, 20, 24, 35, 38, 54, 75, 81, 82, 99, 105, 107, 111, 112, 114, 115, 116, 117, 118, 121, 125, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 136, 139, 140, 141, 142, 144, 145, 148, 149, 152, 153, 155, 157, 159, 160, 161, 163, 165, 167, 172, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 188, 189, 190, 192, 193, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 222, 223, 225, 226, 228, 229, 233, 235, 236, 239, 240, 241, 242, 243, 248, 252, 257, 258, 260, 267, 268, 269, 270, 271; CA-216/1, 8, 9, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 28, 81, 84; CA-217/7, 8, 10, 12, 14, 16, 21, 23, 25, 30; CA-218/1, 2, 6, 8, 9, 10, 15, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 33, 35, 36, 45, 61, 64, 66, 86, 92, 93; CA-219/2; CA-220/1, 2, 5, 10, 14, 17, 20; CA-226/3; CA-230/3, 10; **PR-2/1**, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; PR-15/1; PR-18/1, 7, 8, 10, 11, 18, 24, 39, 41, 45, 47, 49, 55, 57, 59, 62, 63, 79, 82, 84, 91, 125, 127, 128, 129, 130; PR-19/3, 12; PR-22/6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 26, 39, 40, 43, 46, 48, 53, 55, 60, 61, 62, 67, 78, 82, 84, 89, 92, 126, 128, 129, 132; PR-26/2, 5, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 17, 18, 27, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 37, 38, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 50, 53, 64, 65, 68, 69; PR-28/2, 3, 4, 5; PR-30/1, 2, 3; PR-44/1; PR-58/2; PR-69/1, 2; PR-74/1; PR-75/2, 3, 4, 5, 6, 8; PR-76/1, 2, 3; PR-77/1, 2, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 18; PR-77a/2, 3, 11, 17, 18, 19, 21, 22, 24, 26, 30, 31, 33, 35, 37, 39; PR-77b/1, 2, 3, 10; PR-85/1; PR-87/5, 11, 12, 20, 21; **TV-24.7/1**; TV-24.9/1, 2; TV-25.11/1, 2, 3, 5, 6, 7; TV-26.13/1, 2, 4, 5, 6, 7; TV-26.14/1; TV-26.15/1; TV-28.24/1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 16; TV-28.25/2, 4, 5, 6, 8, 9; TV-28.26/1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 24; TV-28.27/1, 2; TV-28.28/1, 3; TV-29.30/1, 2; TV-29.41/1, 2; TV-29.43/1, 2, 3, 4, 9, 10, 16, 18; TV-30.51(+0,5)/1, 11; **OL-2/1**; OL-3B/1, 4, 5, 6; **1CU-28/1**, 2, 4; 1CU-33/1; 1CU-34/4, 6, 7,

8, 9, 10, 11, 12; 1CU-41s/1, 2, 3; 1CU-45/1; 1CU-48/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 14; 1CU-49/42; 1CU-57/1; 1CU-63/1, 2, 3, 10, 12, 15, 19, 26, 31, 32, 34, 35, 36, 41, 42, 47, 48, 51, 52, 54, 55, 56, 58, 59, 60, 61, 63, 66, 68; 1CU-64/1, 2, 3, 4; 1CU-65/2, 6, 7, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 21, 22; 1CU-66/2; 1CU-68/1, 4, 5, 6, 7; 1CU-71/2; 1CU-76/1, 6, 8, 10, 16, 21, 23, 30, 31, 32, 36, 37, 39, 42, 43, 47; 1CU-76b/4, 5, 6; 1CU-80/1, 2, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12; 1CU-83/1, 2, 3, 4, 5, 9; 1CU-84/3, 5, 6; 1CU-85/2; 1CU-88/1, 2, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36; 1CU-88b/9, 10, 11, 12, 13, 14; 1CU-88T/1, 2; 1CU-92/5, 6, 8; 1CU-93/1, 2; 1CU-98/1, 2, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19; 1CU-99/10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 30, 31, 36, 40, 41, 42, 43, 45, 46, 48, 49, 50, 54, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 64, 67, 70; 1CU-99T/1, 2, 3, 4; 1CU-100/8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 30, 31, 32, 35, 36, 38, 39, 40, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 52, 53, 56, 57, 59, 60, 61, 64, 65, 66, 68, 69; 1CU-101/10, 11, 12, 13; 1CU-103/2, 3; 1CU-104/1, 2, 3, 4, 5, 7; 1CU-105T/1, 2, 4, 11, 12, 14, 16, 17, 19, 22, 23, 25, 34, 35, 40, 41, 44, 45, 46, 47; 1CU-108/26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 58, 60, 61, 69, 71, 74, 75, 76, 77, 78, 83, 84, 85, 86, 94, 96, 97, 98, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 115, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 133, 134, 135, 140, 142, 143, 146, 148, 150, 153, 155, 156, 160, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 173, 176, 181, 182, 185, 186, 189, 190, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 212, 216, 217; 1CU-160/37; **SP-26/2**; SP-31/2; SP-36/1; SP-36T/1, 2, 3, 4, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 19, 20, 23, 26, 27, 30, 35, 36, 37, 39, 41, 43; SP-37/1, 2, 5, 7; SP-40/1, 3; SP-41/1.

*Tetrahynchia ranina* (375 ejemplares): **CA-64/1**, 2, 3, 5, 6; CA-69/1; CA-111/1, 2, 3; CA-210/1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12; CA-214/1, 4, 7, 9, 13, 15, 17, 21, 22, 23, 26, 31, 32, 35; CA-215/10, 29, 56, 162, 251; CA-217/1, 2, 6, 17, 18, 22, 24, 26, 36; CA-218/4, 7, 12, 13, 14, 16, 24, 25, 34, 38, 39, 40, 41, 42, 46, 48, 49, 50, 51, 54, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 65, 67, 68, 70, 73, 78, 80, 82, 83, 88, 94, 95; CA-219/1, 3; CA-220/12; CA-222/1; CA-230/2, 4, 5, 7, 8, 9; CA-232/1; CA-234/2, 4, 5, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 26, 28, 29, 34; CA-235/1; CA-236/3; CA-242/2, 9, 10, 12; **PR-58/1**, 3; PR-77a/4, 8, 42; PR-77b/6, 7; PR-79/1, 2, 3; PR-83/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; PR-86/2; PR-87/1, 2, 6, 9, 10, 13, 14, 15, 19, 22, 25; PR-91/1; PR-95/1; PR-96/1; PR-102/1, 5; PR-103/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 29, 30, 31, 33, 35, 39, 44, 45, 46, 47; PR-104/4; PR-113/1, 2; PR-115/1; PR-118/1; PR-121/1; PR-124/1; PR-125/1, 2; PR-136/1, 2; PR-144/1; PR-147/1, 2; PR-156/1, 2, 3; **TV-25.11/4**; TV-26.13/3; TV-28.26/6; TV-28.28/2; TV-29.41/14; TV-30.51(+0,5)/2, 4, 6, 7, 8, 9; TV-32.53/1; TV-32.57/1; TV-33.63T/1; TV-33.65/1; TV-34.67/3, 6, 12, 14; **RE-1/1**, 2, 3, 4, 5, 7; RE-1r/2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20; **1CU-27/1**, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10; 1CU-28/3, 5; 1CU-34/1, 2, 3, 5; 1CU-46/1, 2, 3, 4, 5, 6; 1CU-48/9, 10, 11, 12, 13; 1CU-49/1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 48; 1CU-50i/1, 2; 1CU-56/1; 1CU-65/19; 1CU-76/40; 1CU-108/4, 42, 43, 57, 66, 67, 68, 70, 80, 89, 132, 137, 144, 147, 149, 151, 154, 159, 161, 174, 177, 178, 179, 180, 183, 184, 191, 199, 200, 201, 204, 213; 1CU-137/1, 2; 1CU-139/2; 1CU-153B/1, 2, 3, 4; 1CU-156/1, 2, 3, 4; 1CU-157.1/1; 1CU-160/38, 39; 1CU-166/1; 1CU-171/1, 2, 3, 4, 5.

*Tetrahynchia tetrahedra* (109 ejemplares): **MA-141(+0,7)/1**, 6, 8, 9, 14; MA-141T/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9; MA-142/3; MA-145T/6; **PR-283/9**, 10; PR-285/31, 32, 33, 34; PR-349/1; PR-360/1; **OL-42/1**; **RE-27(+1)/5**, 6; RE-27(+2,8)/1, 2, 7, 8; RE-28sup/1; **TU-2/1**, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; **1CU-231/1**, 2, 3, 4, 5, 6; 1CU-233/1, 2, 3, 4; 1CU-234/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12; **2CU-2/2**, 3, 4, 5; 2CU-4/1; 2CU-6/1, 2, 3, 4; **SP-69/1**, 2; SP-72/1; SP-73/1; SP-75/1; SP-77/1, 2, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26; SP-77r/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; SP-79/1, 5, 6, 7, 13, 14.

*Tetrahynchia dumbletonensis* (21 ejemplares): **OL-64B/2**, 3; OL-73/2; **RE-23(+0,2)/1**; RE-27(+1)/2; RE-27(+2,8)/3, 4, 5; RE-28sup./2, 3; RE-28(+1,5)/4, 6, 8; **TU-21/2**; **SP-187/1**, 3, 8, 10; SP-188/11, 14; SP-189/15.

*Tetrarhynchia subconcinna* (103 ejemplares): **OL-58/1**; OL-64B/1; OL-74/1, 2; **TU-20/2**; TU-25/3, 4, 7, 14; TU-40/1, 3; **SP-128/1**; SP-130/1; SP-131/1, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 14, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 37, 39, 40, 41, 42, 44, 45, 46, 47, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 71, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 108; SP-177/27; SP-187/4.

*Quadratirhynchia quadrata* (36 ejemplares): **TU-21/6**; TU-25/2, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13; TU-36/1, 2, 3, 4; **2CU-2/1**; **SP-131/2**, 4, 8, 11, 12, 13, 15, 18, 20, 28, 36, 38, 43, 48, 56, 61, 70, 74, 80, 106, 107.

*Quadratirhynchia attenuata* (167 ejemplares): **OL-73/3**, 4; **RE-27(+1)/3**, 4, 7; RE-27(+2,8)/6; RE-28sup./4, 5, 6; RE-28(+1,5)/1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 12; **TU-21/1**, 3, 4; TU-39/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; TU-40/2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48; **2CU-8/7**; 2CU-10/11, 12, 13, 14; 2CU-12/1, 2; 2CU-23B/1; **2CU-31/1**; 2CU-32.2/1; 2CU-34/2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13; 2CU-35.1/1, 2; **SP-164/1**; SP-177/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 28, 29, 30; SP-177T/1, 2; SP-182/1; SP-187/2, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13, 14; SP-188/1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20; SP-189/1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16.

*Gibbirhynchia curviceps* (928 ejemplares): **CA-214/5**, 6, 8, 10, 11, 18, 20, 30; CA-215/2, 4, 7, 8, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 31, 32, 33, 34, 36, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 53, 55, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 64, 66, 68, 69, 70, 71, 73, 74, 76, 77, 78, 79, 80, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 100, 102, 103, 104, 106, 108, 109, 110, 113, 119, 122, 123, 124, 126, 127, 135, 138, 143, 150, 151, 156, 158, 166, 170, 171, 173, 174, 177, 178, 179, 186, 187, 191, 206, 219, 220, 221, 230, 232, 238, 245, 246, 254, 256, 262, 263, 265, 266; CA-216/3, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 21; CA-217/3, 4, 5, 9, 11, 19, 20, 27, 29, 31, 32, 35; CA-218/3, 11, 19, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 37, 43, 44, 47, 52, 55, 56, 71, 72, 74, 75, 76, 79, 85, 87, 96, 97; CA-220/4, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 15, 21; CA-226/2; CA-232/2; CA-234/1, 3, 7, 8, 14, 23, 25, 32, 33; CA-236/1, 2; **PR-2/10**, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17; PR-3/1; PR-9/1; PR-11/1, 2, 3; PR-12/1, 3, 5, 6, 8, 10; PR-13/1; PR-18/2, 3, 4, 5, 6, 9, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 40, 42, 43, 44, 46, 48, 50, 51, 52, 53, 54, 56, 58, 60, 61, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 80, 81, 83, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 126; PR-19/1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16; PR-20/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8; PR-22/1, 2, 4, 5, 9, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 44, 45, 47, 49, 50, 51, 54, 56, 57, 58, 59, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 73, 74, 75, 77, 79, 80, 81, 83, 85, 86, 87, 88, 90, 91, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 127; PR-26/3, 4, 6, 9, 12, 15, 16, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 31, 36, 39, 40, 46, 48, 49, 51, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 66, 67, 70, 71; PR-27/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; PR-28/1; PR-75/1, 7; PR-77/4; PR-77a/1, 7, 9, 13, 14, 16, 20, 25, 28, 34, 36, 38, 43, 45; PR-77b/4, 9; PR-86/1; PR-87/3, 8, 17, 18, 23, 24; PR-102/3, 7; PR-103/16, 25, 27, 32, 34, 36, 37, 38, 40, 41, 42, 43; PR-104/1, 3; **TV-24.7/2**; TV-26.14/2; TV-26.15/2; TV-28.24/3, 10, 13, 15; TV-28.25/1, 3, 7; TV-28.26/21; TV-29.41/3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15; TV-29.43/5, 6, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 17; TV-29.47/1, 2, 3; TV-30.51(+0,5)/3, 5; TV-34.67/1, 2, 7, 8, 9, 11, 13, 15, 16, 17; **OL-3B/1**, 2, 3, 4; OL-20(+0,34)/1; **1CU-48/8**; 1CU-49/5; 1CU-63/4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 38, 39, 40, 43, 44, 45, 46, 49, 50, 52, 53, 57, 62, 64, 65, 67; 1CU-64/5; 1CU-65/1, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 16; 1CU-66/1; 1CU-68/2, 3, 8, 9, 10, 11; 1CU-71/1; 1CU-76/2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 33, 34, 35, 38, 41, 44, 45, 46, 48, 49, 50, 51; 1CU-76b/1, 2, 3, 7; 1CU-80/4, 7, 13; 1CU-83/6, 7, 8; 1CU-84/1, 2, 4; 1CU-85/1; 1CU-86/1; 1CU-88/3, 5, 11, 14, 25, 29; 1CU-88b/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8; 1CU-89/1; 1CU-92/1, 2, 3, 4, 7; 1CU-95/1, 2; 1CU-98/7, 8, 9, 12, 13; 1CU-99/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 25, 29, 32, 33, 37, 38, 39, 44, 51, 52, 53, 55, 63, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 73; 1CU-100/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 14,

19, 24, 28, 29, 33, 34, 37, 42, 48, 49, 50, 51, 54, 55, 58, 62, 63, 67; 1CU-101/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; 1CU-103/1, 4, 5; 1CU-104/6; 1CU-105/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13; 1CU-105T/3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 15, 18, 20, 21, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 37, 38, 39, 42, 43, 48; 1CU-108/1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 44, 45, 46, 47, 59, 62, 63, 64, 65, 79, 81, 82, 87, 88, 90, 91, 95, 99, 100, 101, 113, 114, 116, 117, 136, 138, 141, 145, 152, 158, 171, 172, 175, 187, 188, 202, 203, 214, 215, 218; 1CU-109/1, 2, 3; 1CU-110/2, 3, 4; 1CU-133/1, 2; 1CU-168/6; **SP-24r/1**; SP-32/1; SP-35r/1, 2; SP-36/2, 3, 4, 5, 6, 8; SP-36T/8, 12, 15, 17, 18, 22, 24, 25, 28, 29, 31, 32, 33, 34, 38, 40, 42, 44; SP-37/3, 4, 6, 8; SP-40/2; SP-41/2.

*Gibbirhynchia amalthei* (494 ejemplares): **CA-242/1**, 3, 4, 7, 8, 11; CA-246/1; CA-252/2, 5, 9, 10, 13, 21, 28; CA-256/3, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17; CA-258/2, 4, 5, 6, 22, 25, 28, 30; CA-259/1, 3; CA-260/2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 13, 17, 29, 35, 36, 39, 40, 41, 42, 43, 47, 48, 51, 52, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 62, 65, 67, 69, 70, 74, 76, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 84, 85, 87, 88, 89, 91, 93, 95, 96, 97, 99, 103, 104, 105, 106, 107, 110, 111, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 123; CA-262/1, 2, 3, 5; CA-264/1, 2; CA-274/4, 10, 12, 13; CA-294/2, 3; CA-300/2, 4, 6, 7; CA-312/1; CA-322/1, 2, 3, 4, 5, 6; **MA-141(+0,7)/1**, 3, 4, 5, 7, 10, 11, 12, 13; MA-141T/8; MA-144/2, 3, 5, 6; MA-145T/2, 3, 4, 7, 8, 9; MA-149/1; MA-152/1, 3, 5; MA-159/1, 2, 4; MA-160/1; MA-162/1, 2, 3, 4; MA-166/2, 3; MA-170/1, 2; MA-171/1; MA-172/2; MA-181/3, 4; **PR-237/1**; PR-241/1, 2, 3; PR-264/1; PR-265/1, 2, 3; PR-267/1, 2, 3, 4, 6; PR-268/1; PR-270/1; PR-271/1; PR-283/1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12; PR-285/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 35, 36; PR-301/1; PR-305/1; PR-308/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13; PR-309/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17; PR-312/1, 2, 3; PR-318/1; PR-325/1, 2; PR-344/1; PR-360/2; PR-375/1; PR-385/1; PR-393/1, 2, 3; PR-395T/2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10; PR-396/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8; PR-397/4, 5, 10, 11, 12, 13, 15, 18, 20, 23, 24, 30, 34, 36, 37, 38; PR-399a/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66; PR-399T/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 21, 24, 26, 34, 39, 46, 47, 48, 51, 52, 53, 61, 64, 65, 66, 69, 70, 72, 79; PR-401/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44; PR-402/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15; PR-405/1, 2, 3, 4, 5, 6, 8; PR-406/1, 2, 3, 4; PR-407/1; PR-412/4, 5; PR-414/1, 5; PR-416/7, 8, 9; PR-418/4; PR-419/7, 8, 9; PR-420/7, 8, 9; **TU-2/10**, 11, 12, 13; TU-20/1; **SP-69/3**, 4, 5, 6; SP-77/4, 7; SP-79/2, 11; SP-118/1.

*Gibbirhynchia muirwoodae* (374 ejemplares): **CA-252/1**, 4, 6, 7, 14, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 29; CA-254/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8; CA-256/1, 2, 4, 5, 6, 7, 11, 18, 19, 20, 21, 22; CA-258/1, 3, 7, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 27, 29, 31, 33; CA-260/1, 7, 11, 12, 14, 15, 18, 30, 31, 32, 33, 34, 37, 38, 44, 45, 46, 49, 50, 55, 60, 61, 66, 71, 75, 80, 90, 92, 100, 109, 112, 121, 122; CA-262/4, 7, 8; CA-266/1; CA-274/1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 14, 15; CA-280/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; CA-284/1, 2, 3, 4; CA-286/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14; CA-290/1, 2, 3, 4; CA-291/1, 2, 3; CA-292/1, 2, 3, 4; CA-294/1; CA-298/1, 2, 3; CA-300/1, 3, 5; CA-302/1, 2; CA-304/1, 2, 3, 4, 5, 6; CA-318/1; CA-324/1, 2; CA-336/1, 2, 3, 4, 5; CA-344/1; **MA-148/1**, 2; MA-149/3; MA-159/3, 5; MA-166/1; MA-172/1; MA-181/2, 5, 6; MA-182/1, 2, 3, 4; MA-183/1, 2, 3, 4; MA-184/1, 2, 3; MA-185/1, 2, 3; MA-186/1, 2, 3; MA-187/1, 2, 3, 4, 5; MA-196/1, 2, 3; **PR-395T/1**; PR-397/1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, 14, 16, 17, 19, 21, 22, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 35, 39; PR-399T/27, 29, 30, 31, 32, 38, 41, 44, 45, 47, 56, 57; PR-404/1; PR-409/1, 2; PR-410/1; PR-412/1, 2, 3; PR-414/3, 4; PR-415/2, 3; PR-416/1; PR-417/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; PR-418/1, 2, 3; PR-419/1, 2, 3, 4, 5, 6; PR-420/1, 2, 3, 4, 5, 6; PR-425/1, 2, 3, 4; PR-427/1, 2, 3, 4, 5; PR-429/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27; PR-431/1; PR-433/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43; PR-441/1, 2; PR-444/1, 2; PR-445/1, 2; PR-448/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; PR-451/1, 2, 3; **OL-61(+1,8)/1**; **1CU-233/5**, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14.



Gibbirhynchia cantabrica (47 ejemplares): **1CU-291**/2, 3, 4, 5, 6, 7; **2CU-7**/1, 2, 3; 2CU-8/1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9; 2CU-9B/1, 2; 2CU-10/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15; 2CU-11B/1, 2; 2CU-12/3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; 2CU-13/2, 3; 2CU-17/1, 2, 3; 2CU-27/1, 2; 2CU-33T/1.

## ANEXO II: TABLAS POBLACIONALES

En este anexo se incluyen las tablas dimensionales de las poblaciones estudiadas en el capítulo de Paleontología, así como los valores de la desviación estándar.

1) *T. dunrobinensis*. Tablas dimensionales de los niveles CA-2 (tabla I) y CA-215 (tabla II) y valores de la desviación estándar (tabla III). Tablas dimensionales de los niveles PR-18, PR-22 y PR-26 (tablas IV-VI) y valores de la desviación estándar (tabla VII). Tablas dimensionales de los niveles 1CU-63, 1CU-99, 1CU-100 y 1CU-108 (tablas VIII-XI) y valores de la desviación estándar (tabla XII).

A	LD	L	E	ED	EV
11,78 (7,65 - 14,02)	9,61 (5,81 - 11,81)	10,12 (6,75 - 12,25)	9,44 (4,54 - 11,80)	7,26 (3,35 - 9,80)	2,11 (0,81 - 3,05)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,50 (3,70 - 9,90)	8,66 (4,22 - 11,45)	23 (14 - 28); 24	3 (2 - 5); 3	0,86 (0,75 - 0,96)	0,93 (0,67 - 1,07)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,77 (0,65 - 0,91)	0,22 (0,09 - 0,32)	1,16 (1,04 - 1,33)	1,34 (0,95 - 1,67)	0,85 (0,63 - 1,04)	0,55 (0,45 - 0,71)

Tabla I. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=26) de *T. dunrobinensis* del nivel 2 (Zona Jamesoni) de la sección de Castrovido.

A	LD	L	E	ED	EV
15,06 (9,94 - 18,50)	12,95 (9,74 - 16,24)	14,25 (10,58 - 18,0)	12,10 (6,94 - 16,10)	8,83 (4,00 - 12,67)	3,24 (1,47 - 5,36)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,41 (5,22 - 10,85)	8,21 (2,85 - 13,06)	21 (14 - 28); 22	3 (2 - 4); 3	0,95 (0,77 - 1,11)	0,85 (0,56 - 1,01)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,54 - 0,87)	0,27 (0,13 - 0,46)	1,06 (0,90 - 1,31)	0,97 (0,55 - 1,35)	0,57 (0,26 - 0,84)	0,56 (0,48 - 0,72)

Tabla II. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=61) de *T. dunrobinensis* del nivel 215 (Zona Jamesoni) de la sección de Castrovido.

CASTROVIDO, NIVEL 2									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,43	1,24	1,13	1,46	1,25	0,56	1,12	1,49	2,76	0,73
CASTROVIDO, NIVEL 215									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,88	1,36	1,46	1,84	1,77	0,91	1,26	1,92	2,82	0,63

Tabla III. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. dunrobinensis*.

A	LD	L	E	ED	EV
11,14 (8,31 - 14,28)	10,04 (7,97 - 12,50)	11,26 (9,03 - 14,60)	8,04 (4,60 - 10,18)	4,95 (2,30 - 7,30)	3,12 (1,79 - 4,39)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,85 (2,76 - 7,84)	6,07 (2,18 - 8,88)	21 (18 - 26); 20	4 (3 - 5); 5	1,01 (0,91 - 1,12)	0,71 (0,51 - 0,86)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,61 (0,49 - 0,79)	0,40 (0,21 - 0,51)	0,99 (0,89 - 1,10)	1,03 (0,63 - 1,40)	0,53 (0,24 - 0,77)	0,52 (0,30 - 0,66)

Tabla IV. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=26) de *T. dunrobinensis* del nivel 18 (Zona Jamesoni, Subzona Taylora) de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
10,13 (7,94 - 13,1)	8,92 (1,16 - 11,69)	10,15 (7,48 - 12,65)	6,79 (3,75 - 10,40)	4,10 (2,00 - 7,25)	2,65 (1,13 - 4,15)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
4,67 (1,33 - 7,52)	4,07 (1,45 - 8,96)	23 (18 - 30); 24	5 (4 - 7); 5	1,00 (0,88 - 1,13)	0,66 (0,45 - 0,93)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,60 (0,43 - 0,83)	0,40 (0,13 - 0,57)	1,00 (0,88 - 1,14)	0,86 (0,49 - 1,37)	0,39 (0,18 - 0,88)	0,45 (0,17 - 0,70)

Tabla V. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=29) de *T. dunrobinensis* del nivel 22 (Zona Jamesoni, Subzona Taylora) de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
11,77 (8,0 - 14,69)	10,76 (7,99 - 12,66)	11,67 (8,74 - 13,49)	9,12 (4,98 - 12,42)	6,27 (2,61 - 8,84)	2,85 (1,60 - 3,96)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,84 (3,20 - 9,68)	7,00 (2,18 - 10,62)	19 (14 - 22); 20	4 (3 - 5); 4	1,00 (0,87 - 1,13)	0,78 (0,55 - 1,00)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,68 (0,46 - 0,81)	0,32 (0,19 - 0,54)	1,01 (0,89 - 1,14)	1,00 (0,52 - 1,32)	0,59 (0,24 - 0,87)	0,58 (0,40 - 0,69)

Tabla VI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=28) de *T. dunrobinensis* del nivel 26 (Zona Jamesoni, Subzona Taylora) de la sección de Préjano.

PRÉJANO, NIVEL 18									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,56	1,15	1,38	1,56	1,37	0,67	1,40	1,87	2,35	0,66
PRÉJANO, NIVEL 22									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,40	1,92	1,45	1,69	1,31	0,79	1,69	2,03	2,78	0,64
PRÉJANO, NIVEL 26									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,54	1,15	1,24	1,85	1,76	0,65	1,33	2,30	2,23	0,65

Tabla VII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. dunrobinensis*.

A	LD	L	E	ED	EV
14,53 (5,78 - 19,70)	13,36 (5,19 - 17,01)	15,11 (6,25 - 18,96)	10,73 (3,16 - 14,40)	7,28 (1,58 - 11,32)	3,45 (1,58 - 4,71)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,83 (5,69 - 10,20)	8,57 (4,87 - 13,07)	20 (16 - 26); 18	3 (2 - 4); 3	1,05 (0,90 - 1,43)	0,71 (0,51 - 0,86)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,67 (0,50 - 0,86)	0,33 (0,14 - 0,50)	0,96 (0,70 - 1,11)	1,10 (0,68 - 1,60)	0,55 (0,34 - 0,74)	0,53 (0,43 - 0,89)

Tabla VIII. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=26) de *T. dunrobinensis* del nivel 63 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
11,30 (6,77 - 15,65)	9,92 (7,28 - 13,75)	11,40 (8,18 - 15,92)	8,36 (4,40 - 11,63)	5,67 (2,29 - 9,52)	2,69 (1,75 - 4,11)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,71 (3,42 - 8,49)	5,75 (1,50 - 9,08)	24 (18 - 36); 24	3 (1 - 4); 3	1,02 (0,80 - 1,21)	0,73 (0,54 - 0,87)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,67 (0,52 - 0,82)	0,33 (0,18 - 0,48)	0,99 (0,83 - 1,12)	1,01 (0,42 - 1,75)	0,50 (0,18 - 0,71)	0,50 (0,40 - 0,63)

Tabla IX. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=37) de *T. dunrobinensis* del nivel 99 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1 (1CU).

A	LD	L	E	ED	EV
12,18 (9,33 - 14,68)	10,68 (8,32 - 12,81)	12,14 (9,68 - 15,42)	9,36 (6,24 - 10,88)	5,54 (3,25 - 8,39)	2,81 (1,81 - 4,13)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,59 (3,75 - 9,85)	5,43 (2,56 - 9,19)	26 (18 - 38); 26	3 (2 - 6); 3	1,00 (0,93 - 1,07)	0,69 (0,49 - 0,78)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,66 (0,48 - 0,79)	0,34 (0,21 - 0,52)	1,00 (0,93 - 1,07)	0,83 (0,48 - 1,49)	0,44 (0,26 - 0,61)	0,54 (0,33 - 0,69)

Tabla X. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=33) de *T. dunrobinensis* del nivel 100 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
13,93 (9,42 - 17,65)	12,30 (8,95 - 14,77)	13,59 (9,55 - 16,33)	10,66 (5,79 - 14,51)	7,48 (3,02 - 10,45)	3,18 (1,72 - 5,01)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,15 (4,19 - 12,04)	7,41 (2,52 - 12,29)	22 (16 - 30); 22	3 (2 - 5); 3	0,98 (0,85 - 1,16)	0,78 (0,57 - 0,97)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,69 (0,50 - 0,83)	0,31 (0,17 - 0,50)	1,03 (0,86 - 1,17)	0,91 (0,48 - 1,30)	0,54 (0,25 - 0,79)	0,58 (0,40 - 0,74)

Tabla XI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=89) de *T. dunrobinensis* del nivel 108 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

ALMONACID DE LA CUBA 1(1CU), NIVEL 63									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,66	2,12	2,27	2,19	2,25	0,95	1,40	2,24	3,16	0,56
ALMONACID DE LA CUBA 1(1CU), NIVEL 99									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,80	1,31	1,49	1,44	1,35	0,65	1,26	1,46	4,04	0,88
ALMONACID DE LA CUBA 1(1CU), NIVEL 100									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,40	1,23	1,44	1,29	1,27	0,58	1,28	1,51	4,68	0,83
ALMONACID DE LA CUBA 1(1CU), NIVEL 108									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,63	1,25	1,44	1,79	1,75	0,68	1,49	1,89	3,30	0,68

Tabla XII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. dunrobinensis*.

2) *T. ranina*. Tablas dimensionales de los niveles 1CU-49 (tabla XIII) y 1CU-108 (tabla XIV) y valores de la desviación estándar (tabla XV). Tablas dimensionales del nivel PR-103 (tabla XVI) y valores de la desviación estándar (tabla XVII).

A	LD	L	E	ED	EV
15,95 (12,2 - 19,8)	12,82 (10,16 - 15,1)	13,78 (11,1 - 16,12)	13,31 (7,2 - 16,60)	10,74 (3,92 - 13,19)	2,58 (0,84 - 4,52)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,84 (5,00 - 11,71)	12,68 (4,36 - 15,76)	16 (10 - 22): 16	2 (1 - 6): 2	0,87 (0,72 - 1,05)	0,97 (0,65 - 1,22)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,80 (0,54 - 0,94)	0,20 (0,06 - 0,46)	1,16 (0,95 - 1,39)	1,45 (0,87 - 2,00)	0,92 (0,39 - 1,13)	0,56 (0,41 - 0,83)

Tabla XIII. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=36) de *T. ranina* del nivel 49 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
13,74 (9,86 - 17,31)	11,84 (8,73 - 13,93)	13,39 (10,5 - 15,99)	10,04 (6,84 - 13,50)	7,19 (4,35 - 11,13)	2,85 (1,60 - 4,30)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,94 (5,17 - 11,20)	7,16 (3,64 - 10,37)	23 (14 - 32): 22	3 (2 - 4): 3	0,98 (0,83 - 1,13)	0,75 (0,58 - 0,94)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,71 (0,50 - 0,86)	0,29 (0,14 - 0,50)	1,02 (0,88 - 1,21)	0,91 (0,46 - 1,45)	0,53 (0,28 - 0,84)	0,58 (0,45 - 0,70)

Tabla XIV. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=31) de *T. ranina* del nivel 108 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

ALMONACID DE LA CUBA 1, NIVEL 49									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,65	1,07	1,21	1,79	1,88	0,81	1,29	2,06	2,78	0,87
ALMONACID DE LA CUBA 1, NIVEL 108									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,92	1,33	1,46	1,62	1,77	0,79	1,37	1,92	3,30	0,60

Tabla XV. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. ranina*.

A	LD	L	E	ED	EV
12,24 (5,77 - 21,3)	9,68 (5,04 - 16,10)	10,44 (6,2 - 17,19)	9,15 (2,85 - 15,71)	7,10 (1,45 - 12,49)	2,07 (0,85 - 3,98)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,67 (3,10 - 12,61)	7,37 (0,93 - 13,10)	23 (20 - 32): 24	4 (3 - 6): 3	0,86 (0,74 - 1,07)	0,87 (0,46 - 1,10)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,77 (0,51 - 0,87)	0,23 (0,13 - 0,49)	1,17 (0,93 - 1,36)	0,96 (0,30 - 1,39)	0,70 (0,15 - 0,92)	0,62 (0,53 - 0,75)

Tabla XVI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=25) de *T. ranina* del nivel 103 (Zona Jamesoni, Subzona Jamesoni) de la sección de Préjano.

PRÉJANO, NIVEL 103									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
4,15	3,27	3,44	3,47	2,70	0,93	2,72	2,90	2,79	0,95

Tabla XVII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. ranina*.

3) *T. subconcinna*. Tablas dimensionales del nivel SP-131 (tabla ¿?) y valores de la desviación estándar (tabla ¿?).

A	LD	L	E	ED	EV
19,93 (15,80 - 23,91)	16,30 (13,97 - 19,16)	18,05 (10,36 - 21,18)	12,71 (10,10 - 15,43)	9,03 (5,98 - 12,10)	3,68 (2,15 - 5,58)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
11,90 (9,33 - 14,90)	8,55 (4,32 - 11,48)	25 (18 - 30); 26	6 (5 - 9); 6	0,91 (0,54 - 1,11)	0,71 (0,57 - 1,28)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,71 (0,57 - 0,85)	0,29 (0,15 - 0,43)	1,11 (0,90 - 1,85)	0,72 (0,42 - 1,00)	0,48 (0,25 - 0,87)	0,60 (0,47 - 0,70)

Tabla XVIII. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=34) de *T. subconcinna* del nivel 131 (Pliensbachiense Superior) de la sección de Sierra Palomera.

SIERRA PALOMERA (SP), NIVEL 131									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,79	1,09	1,75	1,34	1,57	0,81	1,50	1,80	2,80	1,01

Tabla XIX. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *T. subconcinna*.

4) *G. curviceps*. Tablas dimensionales de los niveles PR-18 (tabla XX), PR-22 (tabla XXI) y PR-26 (tabla XXII) y valores de la desviación estándar (tabla XXIII). Tablas dimensionales del nivel 1CU-63 (tabla XXIV), 1CU-105 (tabla XXV) y 1CU-108 (tabla XXVI) y valores de la desviación estándar (tabla XXVII). Tablas dimensionales del nivel CA-215 (tabla XXVIII) y valores de la desviación estándar (tabla XXIX).

A	LD	L	E	ED	EV
10,70 (8,16 - 13,86)	10,08 (8,01 - 12,72)	11,36 (9,13 - 14,16)	9,60 (7,05 - 13,44)	6,07 (3,43 - 11,09)	3,51 (1,81 - 5,22)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,96 (3,87 - 8,97)	8,14 (3,90 - 11,71)	21 (16 - 28); 20	4 (2 - 6); 4	1,07 (0,93 - 1,31)	0,65 (0,61 - 1,00)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,63 (0,46 - 0,83)	0,37 (0,17 - 0,54)	0,94 (0,76 - 1,07)	1,39 (0,75 - 2,24)	0,72 (0,29 - 0,93)	0,56 (0,40 - 0,84)

Tabla XX. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=88) de *G. curviceps* del nivel 18 (Zona Jamesoni, Subzona Taylori) de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
10,84 (8,42 - 14,15)	9,95 (8,07 - 11,77)	10,94 (8,81 - 13,78)	9,44 (7,34 - 11,44)	6,26 (3,79 - 8,44)	3,20 (1,56 - 4,45)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,82 (3,92 - 8,13)	6,84 (4,78 - 9,48)	23 (16 - 30); 24	4 (3 - 6); 4	1,10 (0,85 - 1,22)	0,87 (0,67 - 1,04)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,66 (0,49 - 0,83)	0,34 (0,17 - 0,51)	0,99 (0,82 - 1,18)	1,19 (0,85 - 1,78)	0,63 (0,42 - 0,81)	0,54 (0,41 - 0,68)

Tabla XXI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=75) de *G. curviceps* del nivel 22 (Zona Jamesoni, Subzona Taylori) de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
10,74 (7,82 - 14,34)	10,02 (8,20 - 11,85)	10,96 (8,66 - 13,27)	9,29 (6,10 - 11,98)	6,39 (2,57 - 8,65)	2,90 (1,17 - 4,36)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,40 (3,97 - 9,43)	7,29 (3,64 - 9,49)	18 (14 - 24); 16	4 (2 - 5); 4	1,03 (0,86 - 1,19)	0,85 (0,56 - 1,09)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,68 (0,42 - 0,88)	0,32 (0,12 - 0,58)	0,98 (0,84 - 1,17)	1,16 (0,66 - 2,32)	0,67 (0,35 - 0,92)	0,59 (0,39 - 0,73)

Tabla XXII. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=27) de *G. curviceps* del nivel 26 (Zona Jamesoni, Subzona Taylori) de la sección de Préjano.

PRÉJANO (PR), NIVEL 18									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,25	0,93	1,07	1,12	1,22	0,74	1,05	1,42	3,03	0,74
PRÉJANO (PR), NIVEL 22									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,05	0,78	0,92	0,96	1,00	0,62	0,90	1,05	3,00	0,80
PRÉJANO (PR), NIVEL 26									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,32	1,09	1,21	1,48	1,56	0,68	1,30	1,59	2,58	0,93

Tabla XXIII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *G. curviceps*.

A	LD	L	E	ED	EV
14,40 (11,61 - 17,9)	13,61 (10,2 - 17,06)	14,79 (10,1 - 17,84)	12,17 (9,59 - 16,00)	9,09 (5,82 - 13,09)	3,09 (1,54 - 5,26)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
8,11 (5,74 - 11,65)	9,94 (6,44 - 13,87)	18 (12 - 28): 20	2 (1 - 4): 2	1,03 (0,56 - 1,19)	0,83 (0,66 - 1,41)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,74 (0,57 - 0,89)	0,26 (0,11 - 0,43)	0,98 (0,84 - 1,77)	1,23 (0,87 - 1,57)	0,68 (0,46 - 1,18)	0,56 (0,56 - 0,77)

Tabla XXIV. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=36) de *G. curviceps* del nivel 63 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
11,76 (8,23 - 14,16)	10,40 (7,25 - 12,43)	11,48 (7,60 - 13,77)	10,38 (6,27 - 12,09)	7,79 (3,58 - 9,22)	2,59 (1,71 - 4,05)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,99 (6,44 - 9,41)	8,15 (4,01 - 9,95)	19 (16 - 24): 19	3 (1 - 4): 2	0,98 (0,85 - 1,14)	0,90 (0,76 - 1,06)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,75 (0,57 - 0,84)	0,25 (0,16 - 0,43)	1,02 (0,87 - 1,18)	1,19 (1,68 - 0,79)	0,71 (0,53 - 0,85)	0,59 (0,47 - 0,74)

Tabla XXV. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=32) de *G. curviceps* del nivel 105 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

A	LD	L	E	ED	EV
13,21 (9,85 - 16,59)	11,71 (7,37 - 15,60)	12,87 (8,72 - 16,60)	11,42 (7,85 - 14,14)	8,46 (5,81 - 11,31)	2,97 (1,60 - 5,05)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,86 (4,95 - 10,60)	8,16 (5,25 - 11,03)	21 (16 - 32): 22	3 (2 - 4): 3	0,98 (0,80 - 1,20)	0,89 (0,69 - 1,13)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,74 (0,62 - 0,85)	0,26 (0,15 - 0,38)	1,03 (0,84 - 1,25)	1,05 (0,74 - 1,42)	0,64 (0,47 - 0,87)	0,59 (0,44 - 0,71)

Tabla XXVI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=58) de *G. curviceps* del nivel 108 (Zona Jamesoni) de la sección de Almonacid de la Cuba 1.

ALMONACID DE LA CUBA 1 (1CU), NIVEL 63									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,51	1,42	1,64	1,64	1,75	0,80	1,48	1,85	3,27	0,66
ALMONACID DE LA CUBA 1 (1CU), NIVEL 105									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,36	1,04	1,12	1,14	1,13	0,49	1,18	1,21	2,34	0,67
ALMONACID DE LA CUBA 1 (1CU), NIVEL 108									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,51	1,37	1,48	1,48	1,20	0,76	1,24	1,28	3,11	0,56

Tabla XXVII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *G. curviceps* (niveles de la sección de Almonacid 1).

A	LD	L	E	ED	EV
14,31 (9,45 - 19,29)	12,85 (10,2 - 16,56)	13,98 (11,36 - 17,5)	12,67 (9,21 - 17,11)	9,34 (5,39 - 13,37)	3,33 (1,21 - 5,04)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
7,69 (4,82 - 10,68)	8,86 (5,50 - 13,52)	20 (14 - 26): 20	3 (2 - 5): 3	0,98 (0,81 - 1,28)	0,91 (0,73 - 1,09)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,53 - 0,91)	0,27 (0,09 - 0,47)	1,02 (0,78 - 1,23)	1,16 (0,77 - 1,47)	0,63 (0,41 - 0,76)	0,54 (0,42 - 0,66)

Tabla XXVIII. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=64) de *G. curviceps* del nivel 215 (Zona Jamesoni) de la sección de Castrovido.

CASTROVIDO (2CA), NIVEL 215									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,00	1,53	1,49	1,81	2,00	0,80	1,37	2,06	2,53	0,70

Tabla XXIX. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *G. curviceps*.

5) *G. amalthei*. Tablas dimensionales de los niveles PR-399a (tabla XXX), PR-399T (tabla XXXI) y PR-401 (tabla XXXII) y valores de la desviación estándar (tabla XXXIII). Tablas dimensionales del nivel CA-260 (tabla XXXIV) y valores de la desviación estándar (tabla XXXV).

A	LD	L	E	ED	EV
7,77 (5,10 - 10,74)	6,57 (4,46 - 8,31)	7,26 (5,08 - 9,06)	5,18 (3,53 - 6,98)	3,70 (1,72 - 5,84)	1,48 (0,57 - 2,91)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
4,59 (2,43 - 7,45)	4,14 (2,15 - 7,01)	18 (14 - 22); 18	2 (1 - 3); 2	0,94 (0,66 - 1,10)	0,71 (0,45 - 0,89)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,71 (0,48 - 0,90)	0,29 (0,1 - 0,52)	1,07 (0,91 - 1,52)	0,91 (0,58 - 1,74)	0,57 (0,28 - 0,83)	0,59 (0,42 - 0,71)

Tabla XXX. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=51) de *G. amalthei* del nivel 399a (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
10,32 (6,93 - 13,83)	8,30 (5,83 - 10,68)	9,33 (6,73 - 11,81)	6,66 (4,39 - 9,98)	4,90 (2,52 - 6,98)	1,76 (0,64 - 3,97)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,38 (3,00 - 9,68)	5,90 (3,09 - 8,34)	20 (14 - 24); 24	3 (1 - 4); 3	0,91 (0,80 - 1,02)	0,72 (0,47 - 0,90)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,56 - 0,90)	0,27 (0,10 - 0,44)	1,10 (0,98 - 1,25)	0,94 (0,69 - 1,31)	0,63 (0,35 - 0,83)	0,61 (0,33 - 0,80)

Tabla XXXI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=30) de *G. amalthei* del nivel 399T (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano.

A	LD	L	E	ED	EV
11,18 (7,56 - 16,51)	9,18 (6,37 - 13,33)	10,36 (7,30 - 15,09)	7,95 (5,19 - 12,05)	5,79 (3,23 - 8,90)	2,13 (0,35 - 3,42)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
6,54 (3,29 - 8,72)	6,86 (4,64 - 10,37)	20 (16 - 24); 20	3 (2 - 4); 3	0,93 (0,78 - 1,08)	0,77 (0,58 - 1,38)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,73 (0,58 - 0,93)	0,27 (0,07 - 0,42)	1,08 (0,93 - 1,27)	1,08 (0,66 - 1,77)	0,67 (0,49 - 0,88)	0,59 (0,39 - 0,72)

Tabla XXXII. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=31) de *G. amalthei* del nivel 401 (Zona Margaritatus, Subzona Subnodosus) de la sección de Préjano.

PRÉJANO (PR), NIVEL 399a									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,28	0,82	0,88	0,89	0,98	0,48	0,94	1,06	2,14	0,68
PRÉJANO (PR), NIVEL 399T									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,82	1,41	1,49	1,31	1,10	0,66	1,63	1,38	3,94	1,07
PRÉJANO (PR), NIVEL 401									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
2,01	1,84	2,00	1,78	1,45	0,76	1,42	1,46	2,37	0,52

Tabla XXXIII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *G. amalthei*.

A	LD	L	E	ED	EV
8,82 (6,32 - 12,18)	7,67 (5,55 - 10,54)	8,68 (6,49 - 11,93)	5,60 (3,96 - 7,61)	3,71 (2,04 - 5,52)	1,89 (1,26 - 2,67)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,09 (3,16 - 8,32)	3,73 (2,28 - 5,54)	25 (18 - 32); 24	4 (2 - 7); 4	0,99 (0,90 - 1,07)	0,64 (0,49 - 0,73)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,66 (0,51 - 0,80)	0,34 (0,20 - 0,49)	1,01 (0,93 - 1,11)	0,74 (0,43 - 1,11)	0,43 (0,26 - 0,59)	0,58 (0,45 - 0,68)

Tabla XXXIV. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=38) de *G. amalthei* del nivel 260 (Zona Margaritatus) de la sección de Castrovido.

CASTROVIDO (CA), NIVEL 260									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,44	1,20	1,27	0,94	0,90	0,33	1,07	0,81	3,34	1,33

Tabla XXXV. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *G. amalthei*.

6) *G. muirwoodae*. Tablas dimensionales del nivel PR-433 (tabla XXXVI) y valores de la desviación estándar (tabla XXXVII).

A	LD	L	E	ED	EV
9,05 (6,34 - 12,33)	7,63 (5,76 - 10,51)	8,37 (6,49 - 11,32)	6,64 (4,92 - 9,75)	4,36 (2,85 - 7,21)	2,27 (1,27 - 3,80)
F	H	NVD	NP	L/A	E/L
5,05 (2,39 - 6,73)	4,96 (3,60 - 6,96)	20 (16 - 26); 22	4 (2 - 5) ; 4	0,93 (0,85 - 1,05)	0,79 (0,67 - 0,88)
ED/E	EV/E	A/L	H/F	H/L	F/A
0,65 (0,51 - 0,79)	0,35 (0,21 - 0,49)	1,08 (0,95 - 1,18)	0,98 (0,76 - 1,26)	0,59 (0,36 - 0,80)	0,56 (0,30 - 0,56)

Tabla XXXVI. Valores medios e intervalos de variación para los ejemplares medidos (N=36) de *G. muirwoodae* del nivel 433 (Zona Margaritatus, Subzona Gibbosus) de la sección de Préjano.

PRÉJANO (PR), NIVEL 433									
A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1,42	1,16	1,28	1,21	1,12	0,50	0,85	1,10	2,55	0,66

Tabla XXXVII. Valores de la desviación estándar ( $\sigma^2$ ) calculados para las variables unidimensionales medidas en *G. muirwoodae*.





## ANEXO III: DIMENSIONES DE LOS EJEMPLARES FIGURADOS

En este anexo se incluyen las dimensiones de los ejemplares figurados. En todas las tablas las siglas indican: A=anchura máxima de la concha, LD=longitud de la valva dorsal, L=longitud máxima, E=espesor máximo, ED=espesor de la valva dorsal, EV=espesor de la valva ventral, F=anchura del pliegue, H=altura del pliegue, NVD=número de costillas en la valva dorsal y NP=número de costillas en el pliegue. El asterisco en la casilla de la especie indica que el ejemplar ha sido seccionado. Las casillas que aparecen vacías indican que la conservación del ejemplar no ha permitido la toma de la medida correspondiente.

LÁMINA 1												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	CA-217/15	<i>Cirpa</i> sp.	13,72	11,55	13,19	8,99	5,81	3,18	7,57	5,69	19	3
2a-c	CA-242/5	<i>C. cf. briseis</i>	16,17	13,40	16,34	10,71	5,85	4,86	7,44	5,27	19	5
3a-c	CA-242/6	<i>C. cf. briseis</i>	15,67	13,34	14,67	11,24	7,47	3,77	9,53	7,62	18	5
4a-c	CA-326/2	<i>F. furcata</i>	17,73	15,39	17,83	10,60	8,31	2,29	12,07	7,93	8	3
5a-c	CA-326/3	<i>F. furcata</i>	19,87	15,22	17,22	14,10	9,28	4,82	13,57	11,15	8	3
6a-c	CA-326/4	<i>F. furcata</i>	19,52	14,29	17,59	10,47	6,45	4,02	13,53	7,76	10	5
7a-c	OL-20+0,34/3	<i>S. cf. squamiplex</i>	21,17	17,42	19,81	15,44	9,84	5,60	11,36	7,75	22	4
8a-c	OL-20+0,34/4	<i>S. cf. squamiplex</i>									26	5
9a-c	OL-20+0,34/6	<i>S. cf. squamiplex</i>	18,74	16,30	18,90	11,28	7,64	3,64	8,96	6,14	19	3
10a-c	1CU-63/3	<i>T. dunrobinensis</i>	16,00	14,01	16,50	10,20	7,93	2,27	7,87	6,91	26	3
11a-c	1CU-63/10	<i>T. dunrobinensis</i>	16,10	15,23	18,10	11,40	6,82	4,58	8,78	7,60	22	3
12a-c	1CU-63/12	<i>T. dunrobinensis</i>	13,50	12,89	14,46	12,20	10,55	1,65	6,55	10,48	22	2
13a-c	1CU-63/19	<i>T. dunrobinensis</i>	13,30	13,91	14,65	10,50	7,19	3,31	5,69	8,13	18	2
14a-c	1CU-63/26	<i>T. dunrobinensis</i>	13,50	13,09	14,80	9,90	5,19	4,71	6,98	6,89	24	2
15a-c	1CU-63/31	<i>T. dunrobinensis</i> *	16,00	15,81	16,33	13,25	9,83	3,42	8,81	11,50	22	3
16a-c	1CU-63/51	<i>T. dunrobinensis</i>	16,38	14,30	15,54	12,40	9,38	3,02	10,20	11,55	26	4
17a-c	1CU-80/8	<i>T. dunrobinensis</i>	13,39	10,39	13,23	8,13	4,61	3,52	6,86	5,65	18	4
18a-c	1CU-88/4	<i>T. dunrobinensis</i>	15,03	12,84	14,90	10,10	6,39	3,71	7,71	5,94	20	4
19a-c	1CU-88/28	<i>T. dunrobinensis</i>	12,39	11,32	11,92	10,05	7,67	2,38	6,63	7,80	22	3

LÁMINA 2												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	1CU-98/5	<i>T. dunrobinensis</i>	10,52	9,65	11,32	7,88	4,50	3,38	6,45	5,40	22	3
2a-c	1CU-99/36	<i>T. dunrobinensis</i>	12,26	10,01	11,00	8,76	5,92	2,84	6,11	6,33	18	2
3a-c	1CU-99/45	<i>T. dunrobinensis</i>	11,79	10,28	11,75	9,30	6,13	3,17	6,09	6,24	20	3
4a-c	1CU-99/50	<i>T. dunrobinensis</i>	9,95	8,81	9,97	7,57	5,18	2,39	5,70	5,18	22	3
5a-c	1CU-99/56	<i>T. dunrobinensis</i>	10,09	9,71	10,64	7,17	4,36	2,81	4,75	4,77	26	4
6a-c	1CU-100/11	<i>T. dunrobinensis</i>	12,50	11,00	12,53	9,18	5,87	3,31	6,41	5,78	22	4
7a-c	1CU-100/13	<i>T. dunrobinensis</i>	12,97	11,23	13,13	9,00	6,39	2,61	7,36	5,85	20	3
8a-c	1CU-100/43	<i>T. dunrobinensis</i>	12,46	9,96	12,00	8,15	6,04	2,11	6,23	5,54	24	4
9a-c	1CU-104/7	<i>T. dunrobinensis</i>	10,63	9,51	10,52	6,93	3,88	3,05	4,98	3,94	26	5
10a-c	1CU-105T/1	<i>T. dunrobinensis</i>	10,34	9,04	9,89	7,67	5,65	2,02	5,80	5,33		
11a-c	1CU-105T/35	<i>T. dunrobinensis</i>	11,00	9,38	10,83	8,05	5,67	2,38	6,93	6,49	18	3
12a-c	1CU-108/51	<i>T. dunrobinensis</i>	15,47	14,44	15,95	11,90	8,17	3,73	9,92	7,96	20	3
13a-c	CA-2/30	<i>T. dunrobinensis</i> *	10,96	9,52	10,49	8,67	6,38	2,29	5,88	7,93	24	3
14a-c	CA-4/2	<i>T. dunrobinensis</i>	10,89	8,84	9,78	7,99	5,62	2,37	5,41	5,07	24	3
15a-c	CA-214/16	<i>T. dunrobinensis</i>	17,07	13,44	15,32	13,39	10,49	2,99	9,07	9,11	24	4
16a-c	CA-215/157	<i>T. dunrobinensis</i>	16,16	13,49	14,59	12,53	8,46	4,07	8,14	8,54	18	2
17a-c	CA-216/15	<i>T. dunrobinensis</i>	15,30	12,54	13,95	11,69	8,32	3,37	7,31	7,40	20	3
18a-c	CA-217/12	<i>T. dunrobinensis</i>	15,06	12,74	14,24	13,60	9,87	3,45	8,03	11,47	24	3
19a-c	CA-217/14	<i>T. dunrobinensis</i>	15,31	11,72	12,57	11,15	7,73	3,42	9,25	6,87	24	4
20a-c	CA-218/6	<i>T. dunrobinensis</i>	8,65	7,73	8,52	4,46	2,30	1,96	4,16	1,74	26	5
21a-c	CA-220/2	<i>T. dunrobinensis</i>	9,86	8,83	9,75	5,17	2,59	2,58	4,70	1,21		
22a-c	CA-220/5	<i>T. dunrobinensis</i>	15,58	12,40	13,59	11,99	7,90	4,09	8,51	7,04	20	3

Anexo III: Dimensiones de los ejemplares figurados

LÁMINA 3												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	PR-22/128	<i>T. dunrobinensis</i> *	12,12	11,69	12,65	9,56	6,38	3,18	7,52	7,98	20	4
2a-c	PR-26/10	<i>T. dunrobinensis</i>	9,87	8,74	9,32	5,95	2,73	3,22	5,33	2,79	20	5
3a-c	PR-26/32	<i>T. dunrobinensis</i>	12,24	10,37	11,22	9,28	6,84	2,44	7,04	7,89	18	5
4a-c	PR-26/34	<i>T. dunrobinensis</i>	13,93	12,66	12,86	10,81	7,78	3,03	7,38	9,42	20	4
5a-c	PR-26/37	<i>T. dunrobinensis</i>	12,90	11,91	12,52	8,98	6,50	2,48	6,81	7,31	20	5
6a-c	PR-26/43	<i>T. dunrobinensis</i>	12,99	11,23	11,49	10,10	6,14	3,96	6,63	8,62	22	4
7a-c	PR-26/44	<i>T. dunrobinensis</i>	11,22	10,60	12,14	9,19	5,89	3,20	6,88	7,33	20	4
8a-c	PR-26/50	<i>T. dunrobinensis</i>	12,35	10,89	12,02	8,98	6,11	2,87	7,56	6,50	20	4
9a-c	PR-26/68	<i>T. dunrobinensis</i>	14,01	12,28	12,72	12,42	8,58	3,84	9,02	10,37	16	4
10a-c	PR-26/69	<i>T. dunrobinensis</i> *	14,69	11,87	12,84	12,29	8,84	3,45	9,68	10,62	22	5
11a-c	PR-28/4	<i>T. dunrobinensis</i>	11,78	10,68	11,40	10,48	7,62	2,86	6,70	9,14	16	3
12a-c	PR-30/1	<i>T. dunrobinensis</i>	14,84	12,99	13,79	12,12	9,06	3,06	9,96	9,81	24	3
13a-c	PR-77/2	<i>T. dunrobinensis</i> *	13,29	12,04	13,01	10,80	7,98	2,82	7,16	9,36	22	3
14a-c	PR-77/10	<i>T. dunrobinensis</i>	14,70	12,33	14,09	11,65	8,93	2,72	8,86	9,91	18	4
15a-c	PR-77/18	<i>T. dunrobinensis</i>	14,74	11,90	12,84	10,78	7,83	2,95	9,09	8,73	20	4
16a-c	SP-36T/4	<i>T. dunrobinensis</i>	17,10	13,77	15,06	10,06	8,44	2,22	11,11	6,52	20	5
17a-c	TV-26.15/1	<i>T. dunrobinensis</i>	12,72	10,92	12,38	10,16	6,30	3,86	6,01	6,28	22	4
18a-c	TV-28.24/5	<i>T. dunrobinensis</i> *	11,87	9,73	10,69	8,35	5,56	2,79	5,39	4,37	22	3
19a-c	TV-29.43/18	<i>T. dunrobinensis</i>	20,56	16,25	17,56	17,2	12,18	5,02	11,6	11,78	24	4
20a-c	OL-3B/5	<i>T. dunrobinensis</i>	15,84	12,24	14,92	10,11	6,10	4,01	10,69	8,71	20	4
21a-c	OL3B/6	<i>T. dunrobinensis</i>	16,10	12,59	14,12	10,18	6,67	3,51	8,91	6,81	20	4

LÁMINA 4												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	1CU-49/2	<i>T. ranina</i> *	17,95	13,40	15,07	14,37	13,00	1,37	8,81	12,86		
2a-c	1CU-49/17	<i>T. ranina</i>	12,20	10,16	11,10	7,20	3,92	3,28	5,00	4,36	22	6
3a-c	1CU-49/22	<i>T. ranina</i>	16,10	12,31	13,04	11,90	10,28	1,62	9,19	11,93	14	3
4a-c	1CU-49/24	<i>T. ranina</i>	16,20	13,27	14,74	14,20	11,64	2,56	8,81	13,99	18	2
5a-c	1CU-50/2	<i>T. ranina</i>	17,50	14,24	15,00	17,50	13,88	3,62	10,56	17,31	20	3
6a-c	1CU-156/4	<i>T. ranina</i>	16,16	12,35	13,07	13,37	11,24	2,13	11,29	11,18	18	2
7a-c	1CU-171/1	<i>T. ranina</i>	16,25	12,11	12,97	13,07	11,23	1,84	10,88	12,26	22	4
8a-c	1CU-171/3	<i>T. ranina</i> *	15,82	12,88	13,98	14,21	11,62	2,59	7,92	12,68	18	4
9a-c	CA-64/5	<i>T. ranina</i>	13,69	10,85	11,92	10,69	8,73	1,96	9,40	9,34		
10a-c	CA-214/9	<i>T. ranina</i>	11,81	9,99	10,19	9,98	7,90	2,08	7,25	8,12	22	3
11a-c	CA-215/10	<i>T. ranina</i>	18,38	15,02	16,14	15,04	12,01	3,03	9,39	12,03	24	3
12a-c	CA-218/39	<i>T. ranina</i>	15,12	12,54	14,41	12,22	8,71	3,51	7,74	10,35	20	2
13a-c	CA-218/73	<i>T. ranina</i>	16,55	12,90	14,21	13,82	11,82	2,00	8,01	10,05	24	2
14a-c	CA-235/1	<i>T. ranina</i>	18,19	14,14	14,86	16,54	13,64	2,90	9,53	11,90	22	4
15a-c	CA-242/2	<i>T. aff. ranina</i>	19,16	15,66	17,68	15,77	11,46	4,31	10,13	9,68	22	4
16a-c	PR-77b/6	<i>T. ranina</i>	10,62	8,15	8,77	7,95	6,25	1,70	7,56	7,12	22	3
17a-c	PR-103/7	<i>T. ranina</i>	8,22	6,77	7,27	6,23	5,22	1,01	5,09	4,85	22	4
18a-c	PR-103/8	<i>T. ranina</i>	8,99	6,68	7,78	7,05	5,40	1,65	5,14	6,05	24	4
19a-c	PR-103/24	<i>T. ranina</i> *	16,49	14,57	15,39	13,35	10,69	2,66	10,65	10,85	24	3
20a-c	PR-103/33	<i>T. ranina</i>	17,49	14,49	15,31	13,43	10,52	2,91	11,59	9,89	24	6
21a-c	PR-103/35	<i>T. ranina</i>	17,49	14,05	15,05	15,16	11,18	3,98	9,52	11,81	24	4
22a-c	PR-104/4	<i>T. ranina</i>	11,98	8,70	9,44	7,50	6,98	0,52	6,95	5,85	24	5

LÁMINA 5												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	RE-1/18	<i>T. ranina</i>	19,17	14,54	15,51	18,75	15,40	3,35	9,27	14,45	18	2
2a-c	RE-1/20	<i>T. ranina</i>	18,70	15,18	15,75	17,48	14,57	2,91	9,82	13,79	19	4
3a-c	TV-28.26/6	<i>T. ranina</i>	14,31	11,54	13,28	8,28	5,85	2,43	5,97	4,50	22	3
4a-c	TV-29.41/14	<i>T. ranina</i>	16,67	13,62	14,46	9,4	6,61	2,79	7,96	5,51	20	3
5a-c	TV-30.51/7	<i>T. ranina</i>	20,78	15,74	17,46	18,2	15,91	2,29	11,54	15,39	16	2
6a-c	TV-34.67/6	<i>T. ranina</i>	13,17	10,63	11,66	13,08	10,87	2,21	7,91	11,11	20	3
7a-c	1CU-231/1	<i>T. tetrahedra</i>	13,98	13,13	14,20	13,13	11,89	1,24	7,45	10,93	20	2
8a-c	1CU-231/5	<i>T. tetrahedra</i>	13,82	11,28	12,27	11,37	10,04	1,33	8,92	10,26	16	3
9a-c	2CU-2/2	<i>T. tetrahedra</i> *	15,96	13,06	15,18	14,28	12,01	2,27	10,38	12,42	20	3
10a-c	2CU-2/5	<i>T. tetrahedra</i>	14,71	12,74	13,72	12,98	10,58	2,40	8,84	10,75	24	2
11a-c	2CU-6/1	<i>T. tetrahedra</i>	16,62	13,67	14,73	12,80	10,37	2,43	11,50	10,94	22	3
12a-c	2CU-6/3	<i>T. tetrahedra</i>	20,48	16,95	17,98	19,07	14,64	4,43	12,71	15,67	26	3
13a-c	MA-141T/1	<i>T. tetrahedra</i>	13,18	11,04	12,39	9,04	7,12	1,92	8,50	7,95	24	3
14a-c	PR-285/31	<i>T. tetrahedra</i> *	15,76	12,92	13,39	12,51	8,42	4,09	9,06	10,21	26	5
15a-c	PR-285/34	<i>T. tetrahedra</i>	15,26	12,71	13,41	14,23	10,50	3,73	9,96	10,87	20	3

16a-c	SP-69/1	<i>T. tetrahedra</i>	15,24	11,87	13,21	11,58	9,77	1,81	9,18	7,05	30	2
17a-c	SP-69/2	<i>T. tetrahedra</i>	14,22	11,09	11,93	10,63	8,20	2,43	10,06	7,28	26	2
18a-c	SP-73/1	<i>T. tetrahedra</i>	11,09	10,10	11,64	10,13	8,68	1,45	6,97	8,36	22	2

LÁMINA 6												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	SP-77/1	<i>T. tetrahedra</i> *	18,02	14,38	15,63	14,19	10,37	3,82	9,11	10,83	24	2
2a-c	SP-77/20	<i>T. tetrahedra</i>	13,19	11,98	13,54	11,06	8,08	2,98	6,86	7,72	20	2
3a-c	SP-77/22	<i>T. tetrahedra</i>	15,47	12,49	14,25	8,69	5,01	3,68	9,66	5,96	30	4
4a-c	SP-79/6	<i>T. tetrahedra</i>	18,00	15,44	16,33	14,68	9,09	5,59	7,79	8,31	20	2
5a-c	TU-2/7	<i>T. tetrahedra</i> *	17,01	14,04	15,75	14,56	9,45	5,11	10,37	10,12	16	3
6a-c	TU-2/9	<i>T. tetrahedra</i>	15,57	14,12	15,76	14,67	10,55	4,12	9,41	11,96	16	4
7a-c	SP-187/1	<i>T. dumbletonensis</i>	18,67	11,82	14,03	11,23	8,78	2,45	11,81	7,53	20	6
8a-c	SP-187/8	<i>T. dumbletonensis</i> *	19,97	13,92	16,63	12,95	8,53	4,12	14,07	9,87		
9a-c	SP-188/14	<i>T. dumbletonensis</i>	19,30	13,33	15,36	10,65	8,81	1,84	12,66	9,31	24	8
10a-c	SP-189/15	<i>T. dumbletonensis</i>	18,48	13,36	14,34	11,43	9,90	1,53	11,39	8,28	16	4
11a-c	RE-23(+0,2)/1	<i>T. dumbletonensis</i>	17,01	14,32	16,02	7,97	4,07	3,90	9,40	3,90	31	7
12a-c	SP-131/7	<i>T. subconcinna</i>	21,49	17,72	19,48	11,80	7,36	4,44	11,93	7,05	28	6
13a-c	SP-131/10	<i>T. subconcinna</i>	18,30	14,93	17,32	10,18	5,98	4,20	10,10	4,86	24	6
14a-c	SP-131/17	<i>T. subconcinna</i> *	20,03	15,33	16,98	12,34	8,50	3,84	12,01	7,98	24	9
15a-c	SP-131/29	<i>T. subconcinna</i>	18,51	15,10	16,27	11,60	8,94	2,66	11,11	7,14	22	5
16a-c	SP-177/27	<i>T. subconcinna</i>	18,27	14,71	16,68	9,09	6,91	2,18	8,72	4,68	22	7
17a-c	SP-187/4	<i>T. subconcinna</i>	14,80	12,18	14,42	7,98	4,89	3,09	8,61	4,19	22	6

LÁMINA 7												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	SP-131/2	<i>Q. quadrata</i>	23,09	18,71	20,83	17,29	13,08	5,21	16,12	14,44	24	7
2a-c	SP-131/8	<i>Q. quadrata</i>	19,68	15,32	18,14	15,61	12,45	3,16	13,96	12,46	32	6
3a-c	SP-131/11	<i>Q. quadrata</i>	19,15	14,34	14,59	14,63	10,41	4,22	12,35	11,01	24	5
4a-c	TU-25/10	<i>Q. quadrata</i>	19,20	16,98	19,90	17,79	13,87	3,92	10,35	13,50	22	5
5a-c	TU-25/13	<i>Q. quadrata</i> *	23,69	17,22	18,56	17,29	14,57	2,72	13,61	11,79	20	6
6a-c	2CU-8/7	<i>Q. attenuata</i>	21,67	17,24	19,36	17,72	12,85	4,87	15,16	13,76	20	5
7a-c	2CU-10/13	<i>Q. attenuata</i>	21,71	17,51	18,36	18,79	13,90	4,80	14,32	15,92	24	6
8a-c	2CU-34/2	<i>Q. attenuata</i>	19,79	13,95	14,48	16,45	13,66	2,79	11,22	14,77	19	4
9a-c	2CU-34/3	<i>Q. attenuata</i>	20,16	14,94	15,81	18,27	14,23	4,04	12,81	17,53	20	5
10a-c	2CU-34/5	<i>Q. attenuata</i>	19,82	15,90	16,57	19,20	16,44	2,76	11,76	17,11	19	4
11a-c	OL-73/3	<i>Q. attenuata</i> *	27,69	19,16	21,30	18,65	13,81	4,84	14,54	12,74	22	4

LÁMINA 8												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	SP-177/6	<i>Q. attenuata</i> *	24,72	18,43	20,00	18,10	16,20	1,90	13,03	16,62		
2a-c	SP-177/7	<i>Q. attenuata</i>	25,01	18,59	19,77	21,50	18,69	2,81	15,08	21,01	18	5
3a-c	SP-177/14	<i>Q. attenuata</i>	25,91	19,40	20,83	18,39	16,47	1,92	13,09	17,00	18	4
4a-c	SP-177/15	<i>Q. attenuata</i>	25,92	19,08	20,74	18,62	14,61	4,01	15,75	16,20	16	5
5a-c	SP-188/19	<i>Q. attenuata</i>	19,95	14,78	16,45	14,89	11,83	3,06	13,22	11,64	16	6
6a-c	TU-40/18	<i>Q. attenuata</i>	24,40	17,56	19,49	22,18	18,81	3,37	1,29	14,70	17,45	19
7a-c	TU-40/21	<i>Q. attenuata</i>	23,19	17,37	18,82	19,82	14,33	5,49	1,24	12,24	16,57	18
8a-c	TU-40/23	<i>Q. attenuata</i> *	22,00	17,76	19,58	20,13	14,78	5,35	1,54	13,18	14,84	19
9a-c	TU-40/29	<i>Q. attenuata</i>	24,78	19,14	20,65	22,30	18,38	3,92	1,08	14,63	16,97	22
10a-c	RE-27(+1)/7	<i>Q. attenuata</i>	19,92	15,38	17,45	16,29	13,98	2,31	12,81	13,69	21	6
11a-c	RE-28sup./6	<i>Q. attenuata</i>	22,94	18,17	19,22	21,09	18,09	3,00	12,70	16,63	17	4

LÁMINA 9												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	CA-214/30	<i>G. curviceps</i>	14,74	12,44	13,34	13,10	10,85	2,25	8,11	9,64	16	3
2a-c	CA-215/186	<i>G. curviceps</i> *	12,29	11,78	13,19	12,07	8,76	3,31	5,74	6,47	18	2
3a-c	CA-216/7	<i>G. curviceps</i>	19,54	16,11	17,25	16,98	13,11	3,87	11,19	12,00	18	3
4a-c	CA-234/1	<i>G. curviceps</i>	15,19	13,39	14,63	14,52	10,67	3,85	9,07	11,98	30	6
5a-c	1CU-63/4	<i>G. curviceps</i>	12,20	11,56	13,90	9,80	6,90	3,10	5,74	6,44	22	3
6a-c	1CU-63/17	<i>G. curviceps</i>	13,30	12,72	15,80	11,10	7,92	3,19	7,11	8,57	16	2
7a-c	1CU-63/21	<i>G. curviceps</i>	14,20	12,41	13,55	10,90	9,27	1,63	8,78	9,91	16	2
8a-c	1CU-63/45	<i>G. curviceps</i>	15,39	13,65	14,64	13,09	9,89	3,20	8,77	10,16	20	3

Anexo III: Dimensiones de los ejemplares figurados

9a-c	1CU-63/46	<i>G. curviceps</i>	17,44	15,34	17,24	14,44	11,02	3,42	10,96	12,07	22	3
10a-c	1CU-63/50	<i>G. curviceps</i>	15,76	16,48	17,84	14,63	13,09	1,54	9,32	12,56	16	3
11a-c	1CU-65/3	<i>G. curviceps*</i>	15,95	15,45	16,66	14,03	10,43	3,60	9,96	8,92	20	4
12a-c	1CU-66/1	<i>G. curviceps</i>	14,90	13,47	14,98	12,16	8,25	3,91	7,88	8,16	22	4
13a-c	1CU-76/5	<i>G. curviceps</i>	14,46	14,75	16,50	12,92	9,49	3,43	10,32	9,15	16	2
14a-c	1CU-76/19	<i>G. curviceps</i>	15,48	13,47	15,00	12,47	9,97	2,50	7,95	9,99	20	3
15a-c	1CU-100/3	<i>G. curviceps</i>	13,42	11,69	12,46	11,06	8,23	2,83	7,54	8,40	22	4

LÁMINA 10												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	1CU-100/29	<i>G. curviceps</i>	9,12	8,21	9,50	6,65	4,31	2,34	4,69	4,52	24	3
2a-c	1CU-100/49	<i>G. curviceps</i>	10,60	9,35	10,51	8,85	6,44	2,41	5,10	5,67	24	3
3a-c	1CU-100/62	<i>G. curviceps</i>	9,52	8,46	9,77	8,50	5,68	2,82	4,57	5,61	22	3
4a-c	1CU-101/1	<i>G. curviceps</i>	10,88	9,27	10,20	9,83	6,90	2,93	5,01	6,69	20	3
5a-c	1CU-105/4	<i>G. curviceps</i>	13,92	12,43	13,77	11,91	9,05	2,86	8,61	9,95	18	3
6a-c	1CU-105T/3	<i>G. curviceps</i>	9,72	8,86	9,79	8,81	6,11	2,70	4,95	6,69	18	3
7a-c	1CU-105T/9	<i>G. curviceps</i>	12,29	11,03	12,05	11,59	8,26	3,33	7,38	8,75	18	3
8a-c	1CU-105T/27	<i>G. curviceps*</i>	12,35	10,83	11,94	11,08	7,78	3,30	7,63	7,52	20	3
9a-c	1CU-105T/28	<i>G. curviceps</i>	13,38	11,11	11,34	12,06	8,01	4,05	6,94	9,13	24	3
10a-c	1CU-109/2	<i>G. curviceps</i>	13,77	11,34	12,35	12,63	9,36	3,27	7,86	7,95	20	4
11a-c	PR-11/2	<i>G. curviceps</i>	13,85	11,79	14,84	13,15	8,63	4,52	7,22	7,81	26	3
12a-c	PR-18/27	<i>G. curviceps*</i>	13,43	11,44	12,92	11,85	8,13	3,72	6,50	10,00	26	4
13a-c	PR-22/28	<i>G. curviceps</i>	10,69	9,56	10,59	9,29	6,28	3,01	6,93	6,10	20	5
14a-c	PR-22/45	<i>G. curviceps</i>	8,71	9,12	10,00	9,65	7,54	2,11	4,38	6,13	22	5
15a-c	PR-22/47	<i>G. curviceps</i>	11,17	9,33	10,22	9,75	6,50	3,25	5,31	7,27	16	4
16a-c	PR-22/51	<i>G. curviceps</i>	10,19	9,72	10,55	9,97	6,56	3,41	6,01	7,31	22	4
17a-c	PR-22/57	<i>G. curviceps</i>	9,52	9,30	10,31	7,79	4,79	3,00	5,32	4,78	18	5
18a-c	PR-22/64	<i>G. curviceps</i>	10,27	9,77	11,12	8,30	5,15	3,15	5,12	6,27	30	5
19a-c	PR-22/93	<i>G. curviceps</i>	12,57	11,36	12,51	10,69	6,43	4,26	6,51	6,14	26	5
20a-c	PR-22/102	<i>G. curviceps</i>	10,59	9,46	10,40	9,81	6,58	3,23	6,88	6,06	24	6
21a-c	PR-22/106	<i>G. curviceps</i>	12,37	10,79	11,81	11,17	7,13	4,04	6,26	8,59	20	4
22a-c	PR-22/125	<i>G. curviceps</i>	12,10	10,72	11,31	11,24	6,80	4,44	6,52	8,12	22	5
23a-c	PR-26/48	<i>G. curviceps</i>	11,69	11,54	13,26	10,00	7,59	2,41	7,14	6,91	22	4
24a-c	PR-26/63	<i>G. curviceps</i>	10,16	9,00	9,89	7,72	4,51	3,21	6,63	5,86	20	5
25a-c	PR-77/4	<i>G. curviceps</i>	11,07	10,15	11,10	10,06	7,41	2,65	6,00	7,71	20	3

LÁMINA 11												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	TV-26.14/2	<i>G. curviceps</i>	13,69	11,67	13,13	11,88	8,39	3,49	6,33	8,05	20	3
2a-c	TV-29.41/5	<i>G. curviceps</i>	14,95	13,19	13,82	12,82	8,79	4,03	6,62	9,6	18	2
3a-c	TV-29.43/8	<i>G. curviceps</i>	21,53	15,22	16,7	16,82	11,39	5,43	9,44	11,15	26	3
4a-c	CA-242/7	<i>G. amalthei</i>	11,52	9,90	10,08	8,39	6,26	2,13	6,88	6,79	24	4
5a-c	CA-256/12	<i>G. amalthei</i>	10,45	10,36	11,32	7,54	5,98	1,56	6,03	4,71	20	3
6a-c	CA-258/2	<i>G. amalthei</i>	8,52	7,44	7,97	5,27	2,92	2,35	4,80	3,01	20	5
7a-c	CA-258/5	<i>G. amalthei</i>	10,47	8,70	9,39	5,95	3,26	2,69	5,88	4,26	20	5
8a-c	CA-258/6	<i>G. amalthei*</i>	10,96	8,94	9,98	6,21	3,58	2,63	8,32	3,16	23	8
9a-c	CA-260/2	<i>G. amalthei</i>	10,40	8,59	9,50	6,53	3,94	2,59	5,79	3,83	22	3
10a-c	CA-260/111	<i>G. amalthei</i>	9,43	7,72	8,85	6,27	4,18	2,09	4,98	4,47	20	3
11a-c	PR-264/1	<i>G. amalthei*</i>	13,89	11,70	11,99	9,26	6,96	2,30	7,65	6,98	30	6
12a-c	PR-267/1	<i>G. amalthei*</i>	11,39	9,55	10,76	7,81	5,53	2,28	8,32	5,14	26	7
13a-c	PR-267/3	<i>G. amalthei</i>	12,03	9,94	11,72	8,20	6,76	1,44	7,86	7,23	24	5
14a-c	PR-283/4	<i>G. amalthei</i>	13,15	11,58	12,70	7,64	4,95	2,69	8,42	6,47	28	5
15a-c	PR-283/11	<i>G. amalthei*</i>	10,77	9,02	10,12	8,11	6,17	1,94	6,61	5,68	24	4
16a-c	PR-285/11	<i>G. amalthei</i>	9,21	8,45	9,52	4,97	3,37	1,60	4,66	4,04	20	2
17a-c	PR-305/1	<i>G. amalthei</i>	12,16	10,35	11,08	8,41	5,36	3,05	7,25	6,91	24	5
18a-c	PR-308/3	<i>G. amalthei*</i>	13,36	10,96	12,09	10,22	7,48	2,74	9,11	6,53	20	5
19a-c	PR-308/5	<i>G. amalthei</i>	11,51	9,16	10,35	8,88	6,64	2,24	6,41	7,24	24	2
20a-c	PR-308/6	<i>G. amalthei</i>	13,40	9,96	11,69	8,85	7,31	1,54	6,89	7,89	30	3
21a-c	PR-312/1	<i>G. amalthei</i>	11,01	8,94	9,95	7,20	5,93	1,27	6,54	5,23	20	4
22a-c	PR-399T/24	<i>G. amalthei*</i>	13,07	10,56	11,05	9,98	6,06	3,92	9,23	6,86	14	4
23a-c	PR-399T/47	<i>G. amalthei*</i>	10,01	7,81	8,90	7,22	4,86	2,36	5,75	4,98	15	4
24a-c	MA-159/1	<i>G. amalthei</i>	9,31	8,29	9,37	6,84	4,56	2,28	5,37	4,83	20	2
25a-c	SP-118/1	<i>G. amalthei*</i>	17,55	15,48	17,49	9,88	5,97	3,91	9,86	4,25	32	6

LÁMINA 12												
Fig.	SIGLA	ESPECIE	A	LD	L	E	ED	EV	F	H	NVD	NP
1a-c	CA-252/1	<i>G. muirwoodae</i>	10,31	8,71	9,68	7,77	5,50	2,27	4,89	5,85	24	2
2a-c	CA-254/2	<i>G. muirwoodae</i>	13,76	11,71	13,01	9,79	7,92	1,87	8,27	7,13	18	3
3a-c	CA-258/15	<i>G. muirwoodae</i>	12,13	9,89	10,60	8,02	6,05	1,98	7,87	6,08	26	4
4a-c	CA-260/1	<i>G. muirwoodae</i>	10,06	8,08	8,98	6,86	4,62	2,24	6,34	4,96	22	4
5a-c	CA-260/55	<i>G. muirwoodae</i> *	7,72	7,75	8,72	6,51	3,93	2,58	4,92	4,57	18	2
6a-c	CA-274/1	<i>G. muirwoodae</i>	9,96	8,41	9,12	8,06	5,83	2,23	5,37	5,73	30	5
7a-c	CA-294/1	<i>G. muirwoodae</i>	10,58	8,93	9,23	7,28	4,93	2,35	6,27	4,06	24	3
8a-c	MA-166/1	<i>G. muirwoodae</i>	10,06	8,62	9,29	9,32	5,85	3,77	5,95	6,15	20	4
9a-c	MA-172/1	<i>G. muirwoodae</i>	10,08	8,08	9,10	7,14	4,30	3,84	6,04	5,18	26	4
10a-c	MA-182/1	<i>G. muirwoodae</i>	12,23	10,99	11,02	10,18	6,81	3,37	7,13	6,91	18	4
11a-c	PR-420/2	<i>G. muirwoodae</i>	9,79	7,87	8,74	6,78	4,30	2,48	6,13	6,41	20	3
12a-c	PR-425/4	<i>G. muirwoodae</i> *	8,91	7,91	8,74	6,10	5,23	0,87	5,11	5,79	18	4
13a-c	PR-427/1	<i>G. muirwoodae</i>	9,52	8,23	8,63	6,99	5,01	1,98	6,23	5,01	20	5
14a-c	PR-433/1	<i>G. muirwoodae</i>	10,07	8,84	9,84	6,78	4,40	2,38	5,81	4,44	20	5
15a-c	PR-433/26	<i>G. muirwoodae</i>	12,15	10,51	11,32	9,75	7,21	2,54	6,73	6,96	22	4
16a-c	PR-433/30	<i>G. muirwoodae</i> *	11,07	8,73	9,37	8,17	5,59	2,58	5,67	6,28	22	4
17a-c	1CU-233/6	<i>G. muirwoodae</i>	16,35	13,07	13,79	12,24	10,13	2,11	9,08	8,26	24	3
18a-c	1CU-233/8	<i>G. muirwoodae</i>	13,67	11,71	12,37	10,35	9,03	1,32	6,90	8,54	22	3
19a-c	1CU-233/10	<i>G. muirwoodae</i> *	10,40	8,53	9,26	7,70	6,22	1,48	6,04	7,04	24	2
20a-c	1CU-291/4	<i>G. cantabrica</i>	11,19	9,49	10,17	7,37	4,62	2,75	6,95	6,19	24	3
21a-c	2CU-8/1	<i>G. cantabrica</i> *	9,19	7,77	8,99	6,10	4,95	1,15	5,17	5,24	20	3
22a-c	2CU-9B/2	<i>G. cantabrica</i>	9,52	8,28	8,65	7,14	5,61	1,53	4,89	5,36	22	2
23a-c	2CU-10/3	<i>G. cantabrica</i>	8,00	6,89	7,68	6,03	4,48	1,55	4,78	4,77	20	2
24a-c	2CU-10/5	<i>G. cantabrica</i> *	9,18	7,70	8,33	6,77	4,48	2,29	4,98	4,42	24	3
25a-c	2CU-10/7	<i>G. cantabrica</i>	7,72	7,06	7,79	6,04	4,21	1,83	4,96	4,21	26	4
26a-c	2CU-17/1	<i>G. cantabrica</i>	8,93	7,20	7,72	6,17	4,00	2,17	4,86	5,41	25	3
27a-c	2CU-17/3	<i>G. cantabrica</i>	8,10	6,21	7,21	5,38	4,09	1,29	4,16	4,50	21	4
28a-c	2CU-27/1	<i>G. cantabrica</i>	9,77	7,42	8,27	6,01	4,01	2,00	5,85	4,73	24	5